

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Jana Beranová

Změny vegetace Karpat od glaciálního maxima – identifikace hlavních trendů, dostupnost dat
a mezery ve znalostech

*Changes in vegetation of Karpaty since glacial maximum – identification of main trends
accessibility of data and gap in knowledge*

Bakalářská práce

Školitel: R.N.Dr. Petr Kuneš Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 14.8.2015

Podpis:

Poděkování

Ráda bych na tomto místě poděkovala svému školiči za jeho trpělivost, vstřícnost a cenné rady jak postupovat během mé práce.

Moc bych chtěla poděkovat i své rodině, která mě v práci podporovala a vytvořila mi prostředí, ve kterém se dalo této práci věnovat.

Velký dík patří i mému příteli za to jeho nesmírnou podporu a chápavost a toleranci.

Abstrakt

Karpaty jsou rozsáhlé evropské pohoří. Tato literární rešerše je zaměřena na identifikaci hlavních trendů vývoje vegetace v Karpatech v období od posledního glaciálního maxima do současnosti. Z dostupných materiálů zkoumajících jak pylové záznamy tak malakologická naleziště jsem zjistila, že i v obdobích stadiálů dryas klimatické podmínky umožnily pokrýt Karpatských hor v podobě ostrůvků řídkého lesa složeného především z rodů *Larix* a *Pinus*. V obdobích interstadiálů se tyto ostrůvky plošně rozrůstaly a les houstl. Přechod pleistocénu do holocénu byl plynulý a preboreál částečně kopíroval situaci v interstadiálu. Následný vývoj v holocénu však pokračoval směrem k dalšímu zahušťování lesa a pionýrské dřeviny glaciálního lesa byly nahrazeny z velké části smrkem. Postupně se v Karpatech rozrůstaly populace druhů, které přežily glaciál v refugiích, i druhů které nově osídlovaly Karpatské pohoří nově a přežily glaciál v teplejších oblastech. V subatlantiku a zvláště v posledních desetiletích významně zasahuje do krajiny člověk. Změny jím způsobené jsou vidět i v pylových záznamech ze zkoumaných lokalit. Na výzkumu vývoje vegetace v Karpatech by se mělo dále pokračovat především ve zpracování nových lokalit. Tato rozsáhlá oblast je lokalitami velmi nerovnoměrně pokryta.

Klíčová slova

Karpaty, pozdní glaciál, holocén, vývoj vegetace, pylové záznamy, malakologické záznamy, fylogeografie

Abstract

The Carpathian Mountains are great range in Europe. This review is target to identify main evolution trends of vegetation i Carptahian Mountatins. I studied materials which was concetrated to pollen analysis and malacological finds. Based on this materials I found that in the stadial dryas periods there were climatic conditions for small forrest islands mainly formed from genus *Pinus* and *Larix*. In the interstadial periods the different climatic conditions permit forrest propagation and became denser. Transitions from pleistocen to holocen was nearly similar to the situation in interstadial period. But later in the holocene the density of the forest is growing more and dominant of late glacial forest was replaced mainly by the spruce. Population of plants that survive the glacial in the Carpathian mountain growing as same as and new species that survived glacial in warmer localities. In the subatlantic and especially in the few last decade the human efect is important and can be

found in the pollen analysis. On the research of plant evolution in Carpathian mountain is necessary to continue, mainly on identification and analysis new localities. This large area is unequaly covered by localities.

Key words:

Carpathian mountains, late glacial, Holocene, evolution of vegetation, pollen analysis, malacological finds, phylogeography

1. Úvod	11
2.Karpaty — Charakteristika území.....	12
2.1.Geografická charakteristika.....	12
2.1.1. Západní Karpaty.....	12
2.1.2. Východní Karpaty	12
2.1.3. Jižní Karpaty.....	13
2.2. Pedologická charakteristika.....	14
2.2.1. Půdní pásmovitost.....	14
2.3. Klimatologická charakteristika západních Karpat	14
3.Metody výzkumu	16
4.Časové vymezení	18
5.Vývoj životního prostředí v Západních Karpatech.....	20
5.1 Pozdní glaciál.....	20
5.1.1.Stadiály nejstarší a starší dryas	20
5.1.2. Interstadiál bølling.....	21
5.1.3. Interstadiál allerød	21
5.1.4. Stadiál mladší dryas.....	21
5.2.1.Starší holocén	22
5.2.2.Střední holocén (atlantik).....	24
5.2.3.Mladší holocén	25
6.Vývoj životního prostředí ve Východních Karpatech.....	27
6.1 Pozdní glaciál.....	27
6.1.1. Nejstarší dryas	27
6.1.2. Interstadiál bølling.....	27
6.1.3. Starší dryas	27
6.1.4. Interstadiál allerød	27
6.1.5. Mladší dryas	27
6.2. Holocén.....	28
6.2.1.Starší holocén	28
6.2.2. Střední holocén (atlantik).....	28
6.2.3.Mladší holocén	29
7.Vývoj životního prostředí v Jižních Karpatech.....	31
7.1 Pozdní glaciál.....	31

7.1.1.Nejstarší dryas	31
7.1.2.Interstadiál bølling.....	31
7.1.3.Starší dryas	31
7.1.4.Interstadiál allerød	31
7.1.5.Mladší dryas	31
7.2.Holocén	32
7.2.1.Starší holocén	32
7.2.2Střední holocén (atlantik).....	32
7.2.3.Mladší holocén	33
8.Fylogeografie vybraných jehličnanů.....	34
8.1 Jedle Bělokorá (<i>Abies alba</i>)	34
8.2. Smrk ztepilý (<i>Picea abies</i>).....	34
8.3.Modřín opadavý (<i>Larix decidua</i>).....	35
9.Vlastní analýza dat.....	36
9.1 Grafy 11 000 cal. BP.....	38
9.2 Grafy 9 000 cal. BP.....	39
9.3.Grafy 7 000 cal. BP.....	39
9.4.Grafy 5 000 cal. BP.....	40
9.5.Grafy 3 000 cal. BP.....	40
9.6.Grafy 1 000 cal. BP.....	40
10. . Diskuze a souhrn.....	42
11. Závěr	44
12. Seznam Citací:	45

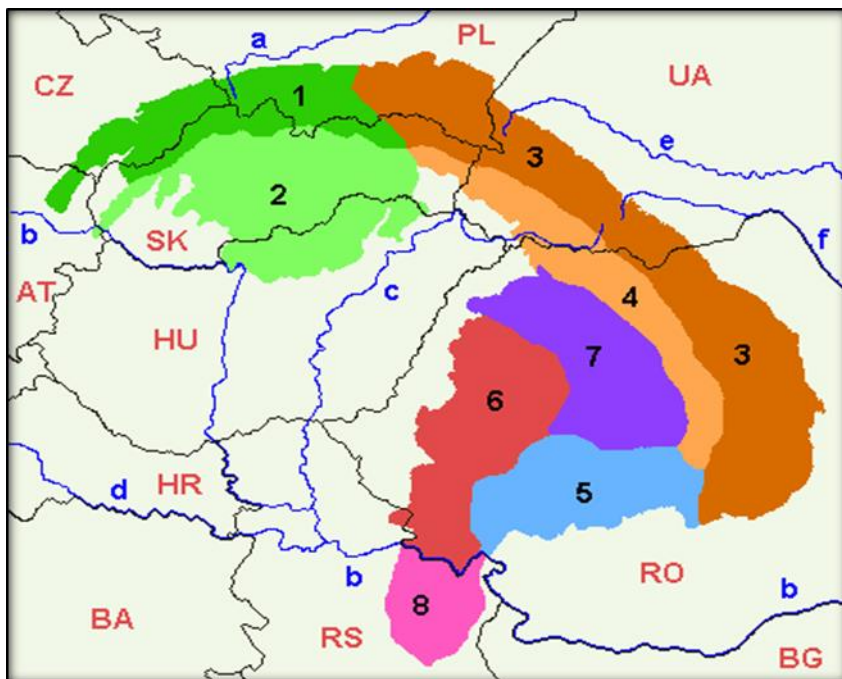
1. Úvod

Karpaty jsou rozsáhlé evropské pásemné pohoří, které prochází územím České republiky, Rakouska, Slovenska, Polska, Maďarska, Ukrajiny a Rumunska. V relativně nedávné geologické minulosti, období pleistocénu, bylo toto pohoří opakovaně modelováno horským ledovcem. V té době poskytovaly Karpaty prostor pro cenná refugiana některých druhů. Dnes jsou tyto hory významným útočištěm glaciálních reliktních druhů. Kontinentální ledovec zásadně proměnil klima v celé Evropě. Horský ledovec však měl důležitý vliv na proměny horského reliéfu, lokálně působil i na složení ekosystémů v těchto horách. O tom, jaké ekosystémy zde kdysi byly a jaké organismy je tvořily, se můžeme dozvědět studiem paleoekologie. To je vědní obor, který při svém zkoumání často používá takzvaný princip aktualismu. Ten předpokládá, že tak, jak probíhají jevy v současnosti, probíhaly i v minulosti. Avšak pouze s tímto předpokladem by si tento vědní obor nevystačil. Vývoj životního prostředí zkoumá na základě biologických proxy. To jsou data o množství a druhovém složení pylu a spor rostlin, rostlinných makrozbytků a vnitřních i vnějších kostrách organismů jako jsou obratlovci, rozsvivky, kokolátky nebo schránky měkkýšů. Každý organismus je více či méně citlivý vůči změnám ve svém okolí. A v rámci každého proměňujícího se parametru má jen omezené rozpětí hodnot, které snese. Takovými parametry jsou například vlhkost, minimální teplota, PH, maximální teplota ale i další faktory. Cílem mé bakalářské práce je zjistit, co je známo o vývoji životního prostředí v Západních Karpatech v době od posledního glaciálního maxima do dnešních dob, a zaznamenat trendy vývoje v pozdním glaciálu a holocénu v Karpatech. Svojí práci jsem zaměřila především na Západní Karpaty, protože v této oblasti chci pokračovat i ve své navazující práci.

2.Karpaty — Charakteristika území

2.1.Geografická charakteristika

Oblouk karpatského pohoří je ve směru od západu k východu členěn na tři provincie Západní Karpaty, Východní Karpaty a Jižní Karpaty. Celý horský oblouk pak obepínají Vněkarpatské sníženiny. V severojižním směru se Karpaty dělí na Vnější Karpaty a Vnitřní Karpaty.



Obr. 1 Mapa základního geografického členění Karpat. Zelenou barvou jsou znázorněny Západní Karpaty (1- Vnější Západní Karpaty, 2-Vnitřní Západní Karpaty), oranžová barva znázorňuje Východní Karpaty (3-Vnější Východní Karpaty, 4-Vnitřní Východní Karpaty), ostatní barvy 5-8 znázorňují části Jižních Karpat (5-Jižní Karpaty, 6-Rumuské Západní Karpaty, 7-Transylvánská Vysočina, 8- Srbské Karpaty). Zdroj obrázku: <http://www.oskole.sk>

2.1.1. Západní Karpaty

Západní Karpaty se dělí na 3 subprovincie – Vněkarpatské sníženiny, Vnější Západní Karpaty a Vnitřní Západní Karpaty.

2.1.1.1.Vněkarpatské sníženiny

Systém Vněkarpatských sníženin opisuje oblouk stáčející se od jihu k severovýchodu podél čelních svahů Vnějších Západních Karpat, ve vertikálním směru je členěn na Západní Vněkarpatské sníženiny a Severní Vněkarpatské sníženiny. Mezi Západní Vněkarpatské sníženiny jsou řazeny čtyři geomorfologické celky, a to Dyjsko-svratecký úval, Vyškovská brána, Hornomoravský úval a Moravská brána, které jsou ještě dále lokálně členěny do podcelků. Pod Severní Vněkarpatské sníženiny spadá Ostravská pánev, která není dále nijak geograficky členěna.

2.1.1.2. Vnější Západní Karpaty

Vnější Západní Karpaty dělíme ve směru od západu na východ na oblasti Jihomoravské Karpaty, Středomoravské Karpaty, Slovensko-moravské Karpaty, Západobeskydské podhůří, Západní Beskydy, Polské Beskydy, Střední Beskydy, Východní Beskydy a Podholně-magurská oblast (Podhůlno-magurská oblast). Území všech těchto oblastí se dělí na celky a podcelky.

2.1.1.3. Vnitřní Západní Karpaty

Vnitřní Západní Karpaty se v západovýchodním směru dělí na oblasti: Fatransko-tatranská oblast, Slovenské středohoří, Slovenského rudohoří, Lučensko-košická sníženina a Matransko-slánská oblast. Jak je vidět již z názvu Fatransko-tatranské oblasti, nachází se zde Tatry a tedy i nejvyšší hora celého karpatského pohoří Gerlachovský štít. (2655 m n. m.) (Čihař 2000). Všechny tyto oblasti se opět dále člení na řadu celků a podcelků.

2.1.2. Východní Karpaty

Provincie Východní Karpaty zahrnuje subprovincie Vnější Východní Karpaty a Vnitřní Východní Karpaty.

2.1.2.1. Vnější Východní Karpaty

Subprovincie Vnější Východní Karpaty (viz obr. 1 – č.3) tvoří úzký oblouk stáčeující se od SSZ příkře k jihu. Tato subprovincie zasahuje na území Slovenska, Polska, Ukrajiny a Rumunska. Podle českého rozdělení se Vnější Východní Karpaty dělí na oblast Pogórze Środkowobeskidzkie, ležící pouze na území Polska; oblast Nízké Beskydy, ležící z části na území Polska, z části na Slovensku. Oblast Poloniny se táhne z Polska a Slovenska, avšak největší část této oblasti leží na území Ukrajiny. Na území Rumunska leží oblasti Muntii Carpati a oblast Moldo – munteneiská.

2.1.2.2. Vnitřní Východní Karpaty

Subprovincie Vnitřní Východní Karpaty (viz obr. 1 – č. 4) se v úzkém pruhu stáčí od SSZ k jihu podél jižní hranice Vnějších Východních Karpat. Svým územím tato subprovincie zasahuje na území Slovenska, Ukrajiny a Rumunska. Geomorfologické oblasti této subprovincie jsou Vihorlatsko-gutinská oblast, která se táhne až do Rumunska. Dále Maramurešsko-rodenská oblast táhnoucí se z Ukrajiny do Rumunska. Čistě na rumunském území se pak Bistrická oblast, Čalimansko-harghitská oblast a oblast Depresiunea Giurge-brasovului.

2.1.3. Jižní Karpaty

Jižní Karpaty (viz obr. 1), leží na území Rumunska, zahrnuje 3 geomorfologické oblasti Jižní Karpaty (viz obr. 1 – č. 5), Rumunské Západní Karpaty (viz obr. 1 – č. 6). Oblast Transylvánská vysočina (viz obr. 1 – č. 7), neoficiálně nazývaná též jako Transylvánské Alpy, je nejvyšší částí

Jižních Karpat. Nejvyšším vrcholem této oblasti i celé provincie (i Rumunska) je Moldoveanu (2 544 m n. m.). Někdy se do jižních Karpat řadí i Karpaty srbské (viz obr. 1 – č. 8).

2.2. Pedologická charakteristika

2.2.1. Půdní pásmovitost

I když souvislost typu půdy a typu vegetace není jednoznačnou závislostí určitá korelace mezi těmito dvěma faktory prostředí existuje (Koreň 1989). V nejnižších polohách najdeme pásmo semiglejových půd patří sem nejen půdy semiglejové, ale i glejové a oglejené. Na takovýchto půdách nacházíme olšiny (Koreň 1989). Charakteristická je pro ně vysoká hladina spodní vody, daná přítomností vodního toku. Jejich zrnitost bývá různá. Pásmo glejových půd se vyskytuje zpravidla ve výškovém intervalu od cca 130 do cca 200 m n. m., avšak výjimečně se mohou nacházet i ve výše položených horských údolích (cca do 600 m n. m.; Pelíšek 1966).

Ve vyšších polohách následuje pásmo hnědozemí, v některých oblastech i vysoce úrodných černozemí, které vznikají zpravidla na spraších, v oblastech s nadmořskou výškou více než 300 m n. m. na sprašových hlínách (Pelíšek 1966).

Pásmo nížinných podzolů může někdy navazovat přímo na pásmo semiglejových půd a/nebo na pásmo hnědozemí. Nížinné podzoly se vyskytují v nadmořské výšce do 500 m n. m. Jejich zrnitost bývá různá, avšak vlivem promyvného půdního režimu v nich můžeme vidět jasný iluviální albitický horizont (Pelíšek 1966).

Ve vyšší nadmořské výšce se zpravidla nachází okrové lesní půdy. Mají různou zrnitost. Tyto půdy jsou poměrně významné z hydrologického hlediska, svou schopností zadržet poměrně velké množství vody. Podobně jako výše navazující pásmo rezivých lesních půd (Pelíšek 1966).

Humusovými podzoly pro nižší pohoří sled půdních pásem většinou končí. Toto půdní pásmo pokrývá částečně smrkový les a částečně pásmo kosodřeviny. Zpravidla mívají lehčí strukturu a jsou důležité pro zadržování vody (Pelíšek 1966).

V nejvyšších pohořích jako jsou například Vysoké a Nízké Tatry najdeme na hřebenech čokoládově hnědé horské drnové půdy. Mívají písčitohlinitou, hlinitopísčitou, šterkovitou až kamenitou strukturu (Pelíšek 1966).

Pásmo šterkovitých a balvanitých sutí, kde najdeme kryosoly, tedy půdy vznikající působením mrazu, jako jsou například polygonální půdy (Pelíšek 1966).

Vrcholy o nadmořské výšce nad cca 1800–2200 m n. m. zaujímá pásmo skal, kde již neprobíhají kompletní půdotvorné procesy (Pelíšek 1966).

2.3. Klimatologická charakteristika západních Karpat

Karpaty jsou vnitrozemské hory a vyznačují se kontinentálním klimatem. Oproti Alpám jsou zde nižší srážky, Karpatské hory jsou však výrazně vlhčí než okolní nížinné oblasti. Průměrný roční úhrn srážek v těchto horách se pohybuje mezi 1200 mm až 1700 mm vodního sloupce. Množství

srážek klesá od západu k východu. S nadmořskou výškou srážek naopak přibývá, v Tatrách činí roční úhrn srážek až 2100 mm vodního sloupce. Hory tvoří srážkový stín a proto je vnitřní strana hor sušší (Král 1999).

Oproti Alpám jsou v Karpatech větší teplotní rozdíly během roku, což opět souvisí s kontinentalitou klimatu. Od západu k východu rostou rozdíly mezi průměrnou lednovou a červencovou teplotou. Celé Karpaty mají průměrné lednové teploty pod bodem mrazu. V nížinách a pánvích se pohybuje průměrná lednová teplota mezi $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Na horských vrcholech činí průměrná lednová teplota $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Průměrné červencové teploty v nížinách jsou $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $23\text{ }^{\circ}\text{C}$. V oblasti horských vrcholů je průměrná červencová teplota $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $7\text{ }^{\circ}\text{C}$. Karpaty spadají do mírného vegetačního pásma. Kolinní (pahorkatinný) stupeň, který se v západních karpatech pohybuje do výšky 400–600 m n. m., je tvořen dubovými lesy. Submontánní stupeň tvoří dobře zachované bukové lesy, které rostou až do výšky 1000 m n. m. Montánní stupeň je tvořen horskými smrkovými lesy, které tvoří horní hranici lesa v 1500 m n. m. Subalpínský stupeň tvořený klečí vystupuje až 400 metrů nad horní hranici lesa. Nejvyšší horské hřbety porůstá i stupeň alpínský je tvořen výhradně bylinami a na skalách a kamenitých sutích mechy a lišejníky (Král 1999).

3. Metody výzkumu

Vývoj životního prostředí v dobách minulých se dá zkoumat z hlediska rostlinného a živočišného. Mnohé organismy tradičně označované jako řasy nepatří dnes sice do rostlinné říše; příkladem takovýchto organismů mohou být obrněnky, kokolity nebo rozsivky. Přesto se však využívají pro analýzu vývoje klimatu. Rostlinné pozůstatky lze dále rozdělit dle velikosti na mikrozbytky – sem patří hlavně pylová zrna. Druhou skupinou jsou rostlinné makrozbytky, například jehlice, plody, větve. Stejně tak se dají rozdělit živočišné pozůstatky na kosterní pozůstatky obratlovců a zbytky bezobratlých. Nejvýznamnější a v praxi nejlépe využitelné bezobratlé nálezy jsou ulity měkkýšů.

Rostlinné pozůstatky se uchovávají ve vlhkém prostředí, jako jsou rašeliniště periodické tůňky nebo dna jezer. Význam rostlinných makrozbytků je lokální, svědčí přímo o vegetaci na okraji jezera případně vodních toků do něj vtékajících, které mohly například jehlice stromů dopravit na krátkou vzdálenost. Naopak pylové záznamy poskytují představu o mnohem větší oblasti, protože pyl například borovice se nese na velkou vzdálenost. V horách se tak často stává, že na vysoko položených lokalitách nacházíme pyl choulostivých druhů z nížin a může to být i naopak (Rybníček, Rybníčková 2006). Poměrně důležitým ukazatelem je poměr AP (zkratka z arboreal pollen) a NAP (zkratka z non-arboreal pollen). Vypovídá o poměru zastoupení stromů a bylin v pylovém záznamu i o složení vegetace v oblasti.

V kyselém prostředí se schránky měkkýšů většinou neuchovávají. Vhodné jsou pro ně například vápnité slatě, spraše, vápnité půdy, vápence a dolomity (Ložek 2011). Speciálním příkladem vápence poměrně důležitým pro horské oblasti je pěnítec, tento druh vápence podobný travertinu se tvoří pod skalními převisy v chladném vlhkém prostředí (Chlupáč 2002). Pokud jsou malakologické záznamy uloženy přímo na místě, kde tyto organismy žily, reprezentují přesně společenstvo (malakocenózu) na této lokalitě (Ložek 2011). Malakologické záznamy nám pomáhají určit klimatické podmínky v daném prostředí a druh vegetačního pokryvu, jiné druhy měkkýšů najdeme v lese a jiné jsou typické pro louku. Nemůžeme z nich však zjistit přesné složení daného porostu, ve kterém tyto organismy žily. Jsou však důležité protože nám dokládají druh vegetačního pokryvu i na místech odkud pylové záznamy nemáme.

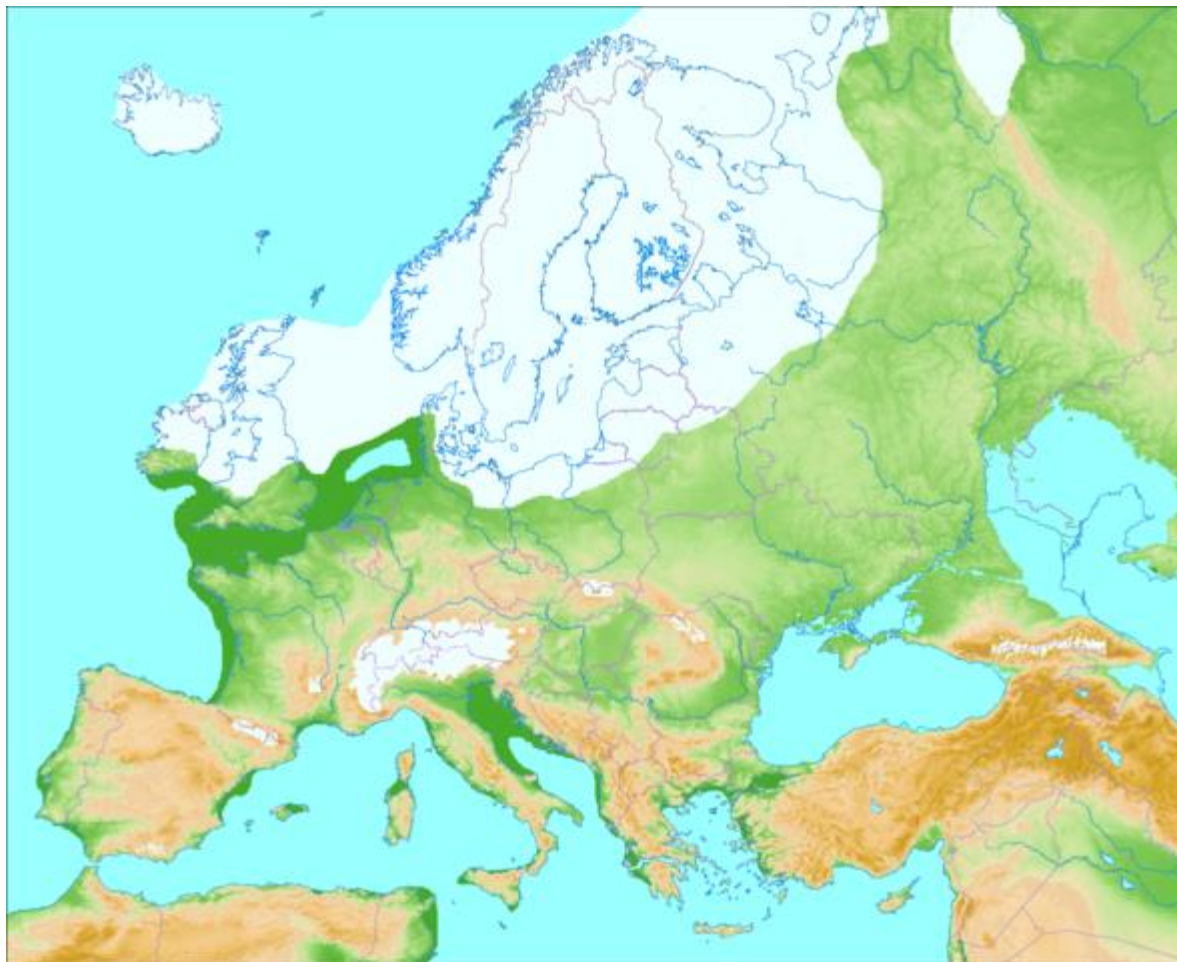
Fylogeografie je metoda pracující s informací kódovanou v DNA. Zkoumá jednotlivé varianty genu a kombinace způsobů, kterými jednotlivé alely vznikly. Z těchto variant možností vzniku alel se snaží vybrat tu nejpravděpodobnější a určit místo, kde k odchylkám od původní alely došlo. Tato metoda vychází z předpokladu, že mutace v DNA nastávají s určitou pravidelností, a že možnost vzniku téže mutace ve stejné době na dvou odlišných místech je statisticky minimální. Tedy daná mutace je charakteristická pro populaci, kde se zrodila a členové takovéto populace se podle ní dají

vystopovat. Při analýze daného taxonu je napřed nutné určit za pomoci molekulární genetiky příbuzenské vztahy mezi jedinci a sestavit fylogenetický strom tohoto taxonu. Fylogenetický strom se ukotví pomocí příbuzného taxonu. Porovnáním dílčích vývojových větví získaného taxonomického stromu s mapou nalezišť jedinců, kteří tyto vývojové větve tvoří, pak můžeme určit refugia druhů a směr jejich šíření do oblastí dnešního výskytu. V mém případě fylogeografické studie pomohou prokázat, které druhy dřevin přežily glaciál v Karpatech a odkud se sem šířily druhy, které zde glaciální maximum nepřežily.

Pro všechny druhy nálezů je důležité aby sedimenty jejichž součástí jsou nebyly později promíchány. Analyzovat vývoj životního prostředí je možné zkoumat pouze u stratifikované lokality.

4.Časové vymezení

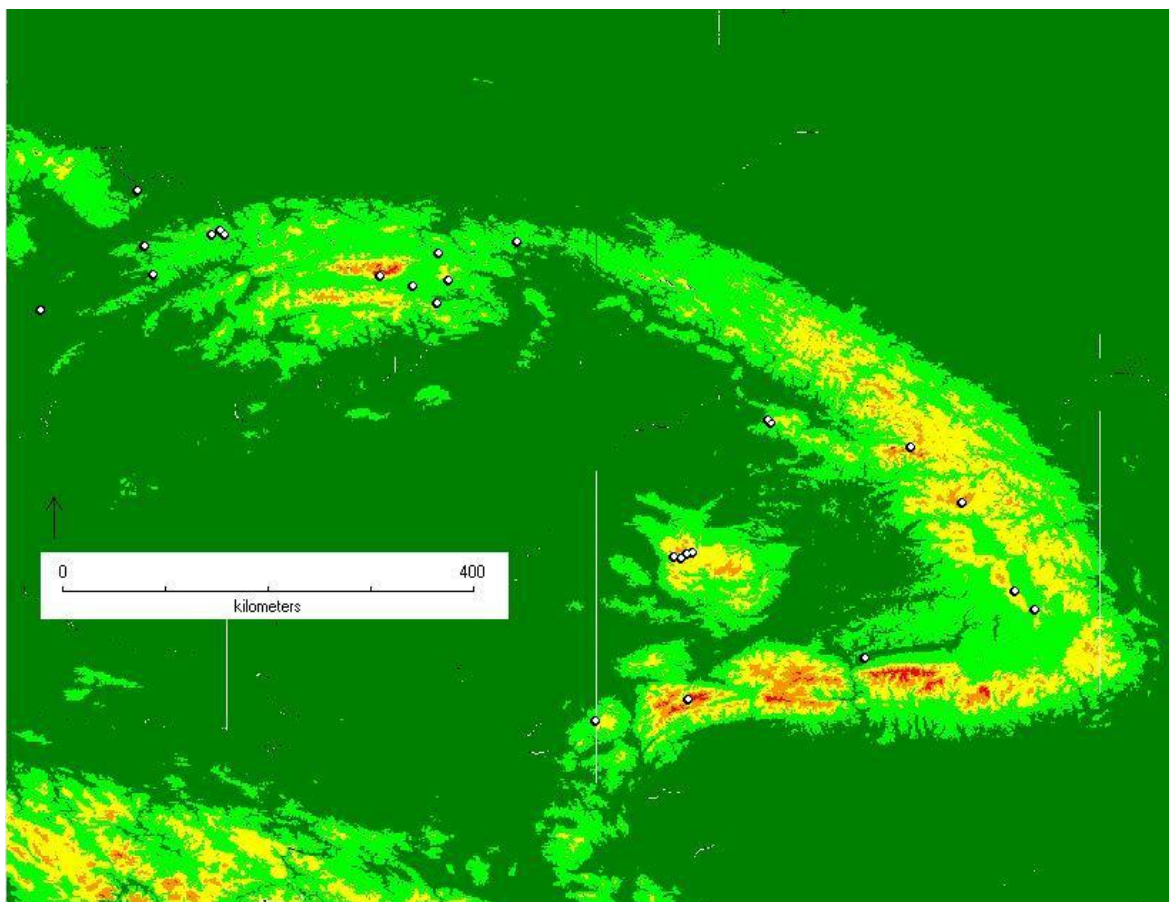
V rámci posledního, též viselského, glaciálu dosáhl kontinentální ledovec v Evropě největšího rozsahu před 18–23 tisíci lety jeho jižní hranice tehdy dosahovala na úroveň Berlína (Ložek, 2011), jak je vidět na mapce (obr. 2). V nejvyšších horských pásmech karpatského pohoří se v té době nacházely horské ledovce (viz obr. 2). Tyto ledovce též ovlivňovaly klima ve svém okolí – zadržovaly či uvolňovaly vodu a působily jako zdroj chladu.



Obr. 2 Maximální rozsah viselského zalednění (zdroj: <http://icyseas.org/>)

Období glaciálu se dělí na stadiály a interstadiály. V době stadiálů byla průměrná teplota nižší než dnes. Velký rozsah ledovce a pokles hladiny oceánů vedl k rozvoji kontinentálního klimatu (Chlupáč, 2002). Stadiály v období pozdního glaciálu se nazývají nejstarší dryas, starší dryas a mladší dryas. Mezi stadiály nejstarší dryas a starší dryas se nachází interstadiál *bølling*. Stadiály starší dryas a mladší dryas od sebe odděluje interstadiál *allerød* (Ložek, 2011). Mladší dryas přechází do *preboreálu*, který je již začátkem holocénu asi před 11 700 lety (Walker, 2012). Holocén se tradičně z pohledu fytostratigrafie dělí na klimaticky odlišná období *preboreál*, *boreál*, *atlantik*, *subboreál*, *subatlantik* (Ložek, 2011). Podle nejnovějších výzkumů je snaha rozdělit holocén podle celosvětově

významných událostí na starší holocén, střední holocén a mladší holocén. Starší holocén představuje období 11 700–8 200 cal. BP, střední holocén 8 200–4 200 cal. BP a mladší holocén 4 200 cal. BP až dnešek (Walker, 2012).



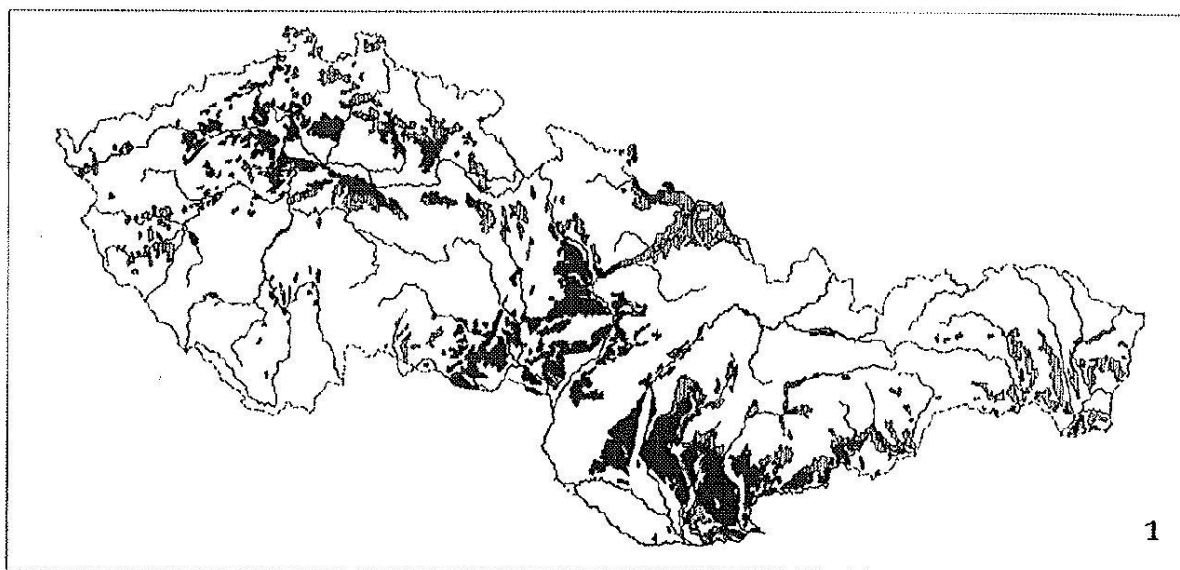
Obr.3. Mapa rozložení lokalit použitých v rešerši. Vyrobeno v programu DIVA-GIS

5. Vývoj životního prostředí v Západních Karpatech

5.1 Pozdní glaciál

5.1.1. Stadiály nejstarší a starší dryas

Během stadiálů nejstarší dryas i starší dryas byla hlavním biotem v okolí karpatského horského oblouku sprašová step, její stopy najdeme na Jižní Moravě nebo v údolí velkých řek na jižním Slovensku. Sprašová step je specifický typ bezlesé krajiny vymezený podložím (spraše). Sprašová step byla nehostinná pro stromy, které přežily glaciál v nižších částech karpatského pohoří (Ložek, 2009). Rozsah sprašových stepí ukazuje přiložená mapka (obr. 4.) (Ložek, 2009). V této době se v nižších polohách na jihu Karpat vyskytovaly na Pálavě či v údolí Hronu teplomilné druhy plžů typické pro sprašovou step, například údolníček jemnoústý (*Vallonia tenuilabris*), údolníček žebernatý (*Vallonia costata*), jantarka podlouhlá (*Sucinella oblonga*), zrnovka žebernatá (*Pupilla sterri*), zrnovka trojzubá (*Pupilla triplicata*), vřetenatka nadmutá (*Vestia turgida*). (Ložek, 2011). Ty samé druhy můžeme nalézt i ve spraších v Pováží. Jiným druhem typickým pro spraše je ostroústka válcovitá



(*Columella columella*) (Hájková, 2012).

Obr. 4 Mapa rozšíření sprašových stepí (Ložek, 2009)

V rámci vlastního karpatského horského pásma rostly v tomto období v nižších polohách otevřené řídké lesní porosty charakteru lesotundry. Jejich hlavní složkou byly druhy modřín opadavý (*Larix decidua*) a borovice limba (*Pinus cembra*). Oba tyto světlomilné druhy jsou hojně nalézány v pylových záznamech například z lokality Sivárňa, která leží v popradské části Spišské kotliny (Jankovská, 2008). Tyto dominantní dřeviny doplňovaly v porostech bříza bělokorá (*Betula pendula*),

bříza pýřitá (*Betula pubescens*), jalovec (*Juniperus*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a borovice kleč (*Pinus mugo*) (Jankovská, 1988). Dlužno dodat, že tyto dva druhy borovic se nedají v pylovém záznamu odlišit a na konkrétních lokalitách se proto rozlišují pomocí makrozbytků. Předpokládá se, že druh *Pinus mugo* rostl hlavně výše na svazích hor, přímé doklady (nálezy makrozbytků) jsou známy z lokality Popradské pleso (Rybníčková a Rybníček, 2006). Ve vyšších polohách doplňovaly druh *Pinus mugo* byliny čeledí Poaceae, Cyperaceae, Brassicaceae, Rubiaceae, Apiaceae, Cichoriaceae. V okolí Popradského plesa rostly například tyto rostliny: žlutucha orlíčkolistá (*Thalictrum aquilegifolium*), štovíček dvoubližný (*Oxyria digyna*), vraneček brvitý (*Selaginella selaginoides*) a orlíček (*Aquilegia*) (Rybníčková a Rybníček, 2006). Během glaciálu měl na území Karpat pravděpodobně své refugium zimolez černý (*Lonicera nigra*) (Daneck, 2011). Na úpatí Vysokých Tater a v okolních oblastech se nachází pyl i makrozbytky smrku a olše, které měli v této oblasti glaciální refugium (Rybníček a Rybníčková, 2002; Latałowa a Knaap, 2006). Glaciální maximum naopak v Karpatech nepřežila jedle bělokorá (*Abies alba*) (Liepelt, 2009).

V údolích jako například ve Spišské kotlině byly časté mokřady, kolem potoků a řek se vyskytovaly vrby *Salix* sp. div. Na mokřadních loukách rostli zástupci čeledí Cyperaceae, Poaceae, Asteraceae, Rubiaceae, Brassicaceae a Apiaceae. Typické pro výskyt těchto mokřadních luk jsou i spory druhu vraneček brvitý (*Selaginella selaginoides*), pyl rdesna živorodého (*Polygonum viviparum*) a tužebníku jilmového (*Filipendula ulmaria*) (Jankovská, 1988).

5.1.2. Interstadiál bølling

Během interstadiálu bølling se oproti předchozímu období oteplilo a vzrostlo i množství srážek. V pylovém záznamu lokality Hanšpile 1 nacházející se v nížině v blízkosti Malých Karpat se tato změna klimatu projevuje poklesem křivky *Pinus* a Cyperaceae. V tomto období pravděpodobně došlo k nárůstu vlhkosti na této lokalitě, což těmto taxonům nevyhovovalo. Tyto podmínky naopak vyhovovaly Poaceae, jejichž křivka vzrůstá. V okolí této lokality rostl řídký les složený převážně z rodu *Pinus* (Hájková, 2014).

5.1.3. Interstadiál allerød

V interstadiálu allerød vedlo oteplení zpočátku k rozšíření rodu *Larix* v Západních Karpatech, díky příznivějšímu klimatu byly lesy relativně husté. Důležitou součástí byly i druh *Pinus cembra* a pravděpodobně i druh *Pinus sylvestris*. Předpokládá se, že tyto lesy rostly do 700–800 m n. m. (Jankovská, 1988). Zpočátku se šířily i rody *Betula*, *Juniperus* a *Salix*. Později množství pylu rodu *Betula* kleslo a vytratil se i rod *Juniperus*. Tento ústup světlomilných dřevin svědčí o rostoucí zalesněnosti území (Jankovská, 2008). Oteplování během interstadiálu allerød vedlo i k nárůstu pylu rodů *Picea*, *Alnus* a *Corylus* (Rybníčková a Rybníček, 2006).

5.1.4. Stadiál mladší dryas

Poslední úsek glaciálu byl stadiál mladší dryas. V této době výrazně klesly pylové hodnoty rodu *Larix*, což se dá vysvětlit skutečným ústupem modřínových porostů, ale také klimatickým omezením fertility rodu *Larix* (Jankovská, 2008). Vzrostlo naopak množství pylu typu *Pinus sylvestris*, avšak

převahu tohoto druhu pylu je třeba brát opatrně. Nejen proto, že se pod tuto pylovou produkci schová i druh *Pinus mugo*, ale i kvůli nadprodukcí tohoto druhu pylu a jeho schopnosti nést se na dlouhé vzdálenosti (Jankovská, 2008). Předpokládá se, že v mladším dryasu došlo k prořídnutí lesních porostů oproti interstadiálu allerød, neboť se opět začínají šířit rody *Juniperus* a *Salix* (Jankovská, 2008). Na sklonku glaciálu se v oravském regionu objevil pyl druhu topol osika (*Populus tremula*) (Rybníček a Rybníčková, 2002). Co se týká bylinné části pylového spektra, převládal pyl čeledi Poaceae a Cyperaceae. V porostu se však nepochybně nacházeli i zástupci čeledí Chenopodiaceae, Apiaceae, Silenaceae, Polypodiaceae, Asteraceae a Brassicaceae (Rybníček a Rybníčková, 2002), což poukazuje na to, jak vypadaly slunné louky tohoto období. V údolí řeky Nitry se už na konci glaciálu objevují v pylovém záznamu rody *Quercus*, *Ulmus*, *Corylus* (Hájková et al., 2013).

Měkkýší druhy jako vřetenovka vosková (*Cochlodina cerata*), skalnice lepá (*Faustina faustina*) a místy i vřetenatka mnohozubá (*Laciniaria plicata*) značí, že i v glaciálu rostly v Karpatech lesy poskytující zástin, který tyto druhy vyžadují, během pozdního glaciálu se nachází například ve Slovenském krasu (Ložek, 2011). Otevřené porosty indikují světlomilné druhy měkkýšů: údolníček drobný (*Vallonia pulchella*), vrkoč malinký (*Vertigo pygmaea*) a zrnovka alpská (*Pupilla alpicola*) spolu s absencí přísně lesních druhů. Vrkoč geyerův (*Vertigo geyeri*) a zrnovka alpská (*Pupilla alpicola*) jsou glaciální relikt doložené z pozdního glaciálu i raného holocénu (Hájek et al., 2011). Do skalnatých stanovišť Vysokých Karpat zasahují až do alpského stupně na vápencovém podkladu druhy závornatka drsná (*Clausilia dubia*), sudovka skalní (*Orcula dolium*), vrkoč horský (*Vertigo alpestris*) a vrásenka pomezní (*Discus rudatus*). Toto společenstvo by se dalo nazvat společenstvem suchých holí. Nicméně vyskytují se zde i náročnější karpatské endemity: vřetenovka vosková (*Cochlodina cerata*) a skalnice lepá (*Faustina faustina*), svědčící v rámci těchto stanovišť o přítomnosti vlhkých a stíněných míst, podobně jako suťový druh skelnatka stlačená (*Oxychilus depressus*) (Ložek, 2011). Měkkýší společenstvo typické pro pozdní glaciál je tvořeno druhy ostroústka válcovitá (*Columella columella*), vrkoč bezzubý (*Vertigo genesii*) a vrkoč severní (*Vertigo modesta*) (Hájek et al., 2011). Na sklonku glaciálu se začínají objevovat náročnější druhy například keřovka plavá (*Fruticicola fruticum*), vlahovka karpatská (*Monachoides vicinus*) a vřetenovka vosková (*Cochlodina cerata*) (Ložek, 2011).

5.2. Holocén

5.2.1. Starší holocén

5.2.1.1. Preboreál

Oteplení a hlavně zlepšení hydrologických podmínek, spojené s počátkem holocénu. Je obdobím, kdy voda definitivně přestala být vázána v ledovcích, to vedlo k rozšíření rodu *Picea* (Jankovská, 1988). Les houstnul, což ukazuje pokles pylu *Larix*, avšak podíl pylu druhu *Pinus sylvestris* stále rostl. Souvislost rozšiřování rodu *Pinus* a ústupu rodu *Larix* je zřejmá. Borovo-modřínový les byl nahrazen lesem borovo-smrkovým a smrkovým, které byly pro světlomilný *Larix*

příliš husté (Jankovská, 2008). Nástup rodu *Picea* byl velmi rychlý, předpokládá se, že se rozšířil z refugií na chráněných úbočích hor (Latałowa a Knaap, 2006). V této době však byly v Karpatech přítomné i jiné listnaté stromy, kromě břízy se objevuje i pyl rodu *Populus*, ve vlhčích polohách se objevuje i rod *Salix* (Rybniček a Rybničková, 2002). Druh *Pinus cembra* byl konkurenčním tlakem, a též klimatickými důsledky zatlačen k severu a spolu s rodem *Larix* přežily holocén ve vyšších polohách slovenských Karpat na extrémních stanovištích (Jankovská, 2008). Předpokládá se, že v průběhu holocénu se horní hranice lesa neměnila, protože i v klimatickém optimu se musely stromy vyrovnat s náročností terénu (Jankovská, 2008). V oravské oblasti je zdokumentováno, že na počátku holocénu byla bezlesá stanoviště porostlá mechy čeledi rokýtkovité (Amblystegiaceae), měříkovité (Mniaceae) a rodem rašeliník (*Sphagnum*). Důležitou složku porostu zde tvořily byliny: karbinec evropský (*Lycopus europaeus*), ostřice zobánkatá (*Carex rostrata*), rdesno hadí kořen (*Polygonum bistorta*), kostival (*Symphytum*), vachta (*Menyanthes*), žluťucha (*Thalictrum*) a přeslička (*Equisetum*) (Rybniček a Rybničková, 2002).

5.2.1.2. Boreál

Během boreálu rostl podíl pylu rodu *Picea* v průměru tvořil 20 % pylové produkce. Na hranici s atlantikem dosahoval jeho podíl dokonce 55 %. V pylovém záznamu se objevují rody: líska (*Corylus*), dub (*Quercus*), jilm (*Ulmus*), lípa (*Tilia*) a habr (*Carpinus*). Tyto dřeviny rostoucí v nižších polohách byly zprvu zastoupeny jen sporadicky, ale postupně se šířily (Břízová, 2009). Hojný byl také rod olše (*Alnus*), především v příznivých vlhkých podmínkách. Stoupalo množství pylu břízy, která doplňovala skladbu lesa zvláště na méně vhodných stanovištích. Velký nárůst se projevil také u pylu jedle (*Abies*), ta se rozšiřovala na otevřená stanoviště (Jankovská, 1988). Přesun druhů *Pinus mugo*, *P. cembra*, *Larix* a *Juniperus* do vyšších horských poloh dokazují makrozbytky v Popradském plese. (Rybničková a Rybniček, 2006). Pozemní vegetaci tvořily hlavně čeled Poaceae a dále rody kostival (*Symphytum*), konopice (*Galeopsis*), zvonek (*Campanula*), černýš (*Melampyrum*), šťavel (*Oxalis*), brusnice (*Vaccinium*), sasanka (*Anemone*) a čistec (*Stachys*) (Rybniček a Rybničková, 2002).

Během staršího holocénu se objevovaly čím dál náročnější druhy. Pálava a podobné lokality, kde se v glaciálu nacházela malakofauna sprašové stepi, změnily svůj ráz. Objevily se zejména řídké lesy, šířily se však i xerothermní prvky. Kontinentálně stepního ražení jsou druhy trojzubka stepní (*Chondura tridens*), suchomilka rýhovaná (*Helicopsis striata*) a později se objevila i sarmatská drobníčka žebernatá (*Truncatellina costulata*) (Ložek, 2011). Do jiných karpatských hor pronikaly ve starším holocénu náročnější druhy, které se v Karpatech vyskytovaly už v glaciálu, postoupily po horských svazích za příhodnějšími podmínkami – chladnějšími a světlejšími stanovišti, došlo tak k posunutí jednotlivých výškových stupňů (Ložek, 2011). Údolníček drobný (*Vallonia pulchella*) a vrkoč malinký (*Vertigo pygmaea*), jsou druhy charakteristické pro otevřené porosty (Hájková et al., 2013).

Malakofauna dolomitových holí byla poměrně chudá a do dnešních dnů se prakticky nezměnila, charakteristické jsou pro ni druhy: závornatka drsná (*Clausilia dubia*), sudovka skalní (*Orcula dolium*), skelnička průhledná (*Vitrea Crystallina*), vrkoč horský (*Vertigo alpestris*) (Ložek, 2011).

5.2.2. Střední holocén (atlantik)

Atlantik je v rámci holocénu nejdelší a klimaticky nejprůzračnější období, někdy je proto označován jako klimatické optimum. Toto období pokrývá prakticky celý střední holocén. V této době se teploty pohybovaly nad holocenním průměrem i srážky byly vyšší, než je tomu v dnešní době (Ložek, 2011). Toto podnebí vyhovovalo smrku, který pravděpodobně pokrýval většinu ploché a vodou dobře zásobené krajiny. Příznivé bylo toto klima i pro borovici. Modřín, bříza a olše se vyskytovaly jen sporadicky. V nižších polohách tvořil důležitou složku lesa rod *Tilia*. Hlavní dřeviny smrk a lípa významně doplňují rody *Corylus*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Acer* (Rybníček a Rybníčková, 2002). Bylinou složku prostředí tvořily čeledi Cichorioideae, Cyperaceae, Poaceae a Apiaceae (Wacnik, 1995). V údolí Popradu se v atlantiku nacházely houštiny tvořené lískou, ta tvořila asi 50 % vegetace, doplňovala ji lípa srdčitá (*Tilia cordata*), a na vlhkých stanovištích v okolí jilm (*Ulmus*) a olše (*Alnus*) (Jankovská, 1988).

Během atlantiku se v údolí Nitry objevil nový druh závornatka kyjovitá (*Clausilia pumila*), druh vlhkých na živiny chudých habitatů (Hájková et al., 2013). V atlantiku se ve spišské kotlině nachází schránky měkkýšů vázaných na mělkou vodu s bažinnou vegetací: řemeník svinutý (*Bathyomphalus contortus*), točenka plochá (*Valvata cristata*), svinutec běloústý (*Anisus leucostoma*) a rod hrachovka (*Pisidium*) (Jankovská, 1988).

Střední holocén znamenal rozmach lesů. Společenstva zapojených lesů se rozvíjely a šířily se lesní druhy, některé velmi náročné na vlhko a zástín. V tomto období vzrostl počet Pěnitcových lokalit kde tyto druhy můžeme najít. Typicky stínomilné druhy, které se vyskytovaly v hustém lese, jsou skelnička průzračná (*Vitrea diaphana*), skelnička zjizvená (*Vitrea subrimata*), síťovka čistá (*Aegopinella pura*) a skalnice lepá (*Faustina faustina*) (Alexandrovicz, 2013). Svěží zapojený les se šířil i na do té doby xerothermní stanoviště. Příkladem náročného lesního druhu je řasnatka žebernatá (*Macrogaster latestriata*), tento karpatský endemit byl v klimatickém optimu poměrně hojný. Dalšími náročnými lesními druhy jsou vřetenovka rovnoústá (*Cochlodina orthostoma*) nebo válcovka karpatská (*Argna bielzi*) (Ložek, 2011). Druhy Blyštivka skleněná (*Perpolita Petronella*) a skalnice horská (*Faustina cingulella*) sestoupily ze skalnatých svahů do dolin kvůli rostoucímu zastínění ve vyšších polohách (Ložek, 2011). Druhy vrkoč geyerův (*Vertigo geyeri*), keřovka plavá (*Fruticicola fruticum*) točenka plochá (*Valvata cristata*) se nejvíce objevovali právě v době klimatického optima (Alexandrovicz, 2013). Během klimatického optima se objevila řada karpatských endemitů, jako jsou srstnatka horská (*Petasina bakowskii*), vřetenatka vyvýšená (*Vestia elata*) vřetenatka hrubá (*Vestia gulo*), vřetenatka karpatská (*Pseudalinda stabilis*), skalnice malá (*Faustina rossmaessleri*)

a dvojzubka karpatská (*Perforatella dibothrion*) se objevují až na sklonku klimatického optima (Ložek, 2011).

V pěnítcích je zachována i bohatá lesní malakofauna. Z ní je významný citlivý endemit válcovka karpatská (*Argna bielzi*) a teplo i suchomilný druh sítovka suchomilná (*Aegopinella minor*), který se dnes v těchto výškách nevyskytuje (Ložek, 2011). Lesní společenstvo zasahuje i do dnešní oblasti holí. Na sklonku klimatického optima se objevují teplomilné druhy soudkovka žebernatá (*Sphyradium doliolum*) a hlemýžď zahradní (*Helix pomatia*). Soudkovka žebernatá už na Velké Fatře vymizela, ale hlemýžď zahradní se zde udržel až do současnosti (Ložek, 2011).

5.2.3.Mladší holocén

5.2.3.1.Subboreál

Počátek subboreálu se na lokalitě Tatranský domov projevil poklesem pylu rodů *Alnus* a *Pinus*. Rod *Corylus* fluktuuje kolem 10 % hodnoty (Krippel, 1963). V oblasti Bílých Karpat dominovaly pylovému záznamu druhy *Picea abies* a *Corylus Avellana*. Předpokládá se, že smrk byl dominantní druh na severních svazích a v údolích kdežto líska rostla ve vyšších částech jižních svahů a na horských hřebetech. Jilm (*Ulmus*), javor (*Acer*), habr (*Fraxinus excelsior*), olše lepkavá (*Alnus glutinosa*) a olše šedá (*Alnus Incana*) jsou druhy, které doplňovaly obě převažující dřeviny. Olše se vyskytovaly na vlhčích stanovištích (Rybníček a Rybníčková, 2008). Hojně zastoupeny jsou pylovém záznamu spory kapradin, ty tehdy tvořily významnou součást podrostu (Rybníček a Rybníčková, 2008). Na východě Slovenska převládaly v lesním porostu rody *Picea*, *Tilia* a *Populus* (Wacnik, 1995). V Bílých Karpatech byly jehličnany vzácné a jedle pravděpodobně úplně chyběla (Rybníček a Rybníčková, 2008). Ve spišské kotlině se v tomto období objevila jedle a buk. Smrk a borovice byly stále dominantami, mezi které začíná pronikat jedle (Jankovská, 1988). Nejvýznamnějšími složkami NAP tohoto období byly Poaceae a *Artemisia* (Krippel, 1963). V údolí řeky Nitry se obiloviny *Triticum* a *Secale* objevují již od subboreálu, jedná se o starou zemědělskou oblast (Hájková et al., 2013). Pastvu v této oblasti značí druhy: máčka ladní (*Eryngium campestre*), paprška velkokvětá (*Orlaya grandiflora*) a jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*) (Hájková et al., 2013).

Z Popradské kotliny vymizeli mokřadní měkkýši z důvodu vysoušení zamokřených luk (Jankovská, 1988). V této době se hojně vyskytovaly druhy jantarka úhledná (*Oxyloma elegans*) a vrkoč mnohozubý (*Vertigo antivertigo*). Tyto druhy měkkýšů indikují stabilní vodní prostředí vápnatých slatí (Hájková et al., 2013).

5.2.3.2.Subatlantik

V zemědělsky využívaných oblastech se v pylovém spektru nachází pyl obilí (*Cerealia*) a chrpy modré (*Centaurea cyanus*). Lesní porosty tvořil buk a jedle. Ve vyšších polohách převažoval v porostu smrk a velký podíl zaujímal i borovice, ta se vyskytovala zvláště na skalnatých či suťovitých stanovištích. Borovice se šířily do smrkových porostů, které zabíraly většinu plochy. Olše se rozvíjela na mokřejších a bahnitých stanovištích (Jankovská, 1988). Bříza byla přítomná na svazích přílehlých

hor, v nížině pro ni v důsledku silné konkurence nebylo místo (Jankovská, 1988). V Bílých Karpatech došlo v tomto období k náhlému vzestupu pylu buku lesního (*Fagus sylvatica*) a jedle bělokoré (*Abies alba*), které vnikly do areálu původně obývaného smrkem a liskou. Vznikl tak smíšený a jehličnatý les. Kapradiny zůstávaly nadále významnou součástí podrostu. Předpokládá se, že dubo-habrové lesy rostly do 600 metrů nad mořem, protože ani v současnosti výše nevystupují. (Rybníček a Rybníčková, 2008).

Člověk začal tuto krajinu ovlivňovat ve středověku a jeho působení se postupně rozšiřovalo. Roste množství *Pinus sylvestris*, možnou příčinou tohoto faktu jsou občasně požáry, o kterých svědčí nálezy spálených uhlíků (Rybníček a Rybníčková, 2008). Asi před 600 lety začal člověk do vývoje životního prostředí více zasahovat – budovat farmy s poli a pastvinami. V pylovém záznamu se zemědělská činnost projevuje nárůstem hodnot pylu chrpy modré (*Centaurea cyanus*), *Chenopodiaceae*, *Plantago lanceolata*, žita (*Secale*) a pšenice (*Triticum*) (Hájková et al., 2012). Jedním z indikátorů zásahu člověka do krajiny je i nárůst množství pylu druhů, které značí na živiny velmi bohaté oblasti nejvýznamnějším příkladem takovýchto bioindikátorů je rod kopřiva (*Urtica*) (Hájková et al., 2013). Mladší holocén je období, ve kterém člověk už silně zasahuje do vývoje přírody.

Do původně lesní krajiny, ve které se vyskytují lesní druhy, jako jsou vřetenka šedivá (*Bulgarica cana*), žebernatěnka drobná (*Ruthenica filograna*) a řasnatka žebernatá (*Macrogaster latestriata*) se objevuje i montánní prvek slimáčnice lesní (*Eucobresia nivalis*) (Ložek, 2011). Vřetenovka rovnoústá (*Cochlodina orthostoma*) a trojlaločka pyskatá (*Helicodonta obvoluta*) svědčí o tom, že v sousedství luk v Bílých Karpatech se nacházel vyzrálý les (Hájková et al., 2011). Naopak druhy vypovídající o otevřených plochách (loukách) poloxerothermního rázu jsou trojzubka stepní (*Chondrula tridens*), drobníčka válcovitá (*Truncatellina cylindrica*). Díky kolonizaci krajiny člověkem pronikají na toto území stepní druhy. Výrazně teplomilným druhem typickým pro xerothermní lokality je žitovka obilná (*Granaria frumentum*) (Ložek, 2011).

Na loukách se vyskytovali zástupci čeledi Poaceae a Cyperaceae, indikátorem pastvy je druh *Plantago lanceolata* (Rybníček a Rybníčková, 2008). Na některých územích například na lokalitě Čejčské jezero se na konci subatlantiku vyskytoval i pyl druhu *Zea mays* – jasný důkaz činnosti člověka (Břízová, 2009).

Lidská činnost značně ovlivnila i Slovenský kras, který má dnes xerothermnější ráz než by odpovídalo klimatickým podmínkám. V mladším holocénu zde došlo k ústupu lesů a tvorbě krasových stepí.

V důsledku lidských zásahů pronikl do krasu terikolní druh skelnatka zemní (*Oxychilus inopinatus*) později lačník stepní (*Zebrina detrita*), suchomilka obecná (*Xerolenta obvia*) a hlemýžď žlutavý (*Helix lutescen*). Slovenský kras je příkladem oblasti, kde antropogenní vliv přispěl ke zvýšení biodiversity (Ložek, 2011).

6. Vývoj životního prostředí ve Východních Karpatech

6.1 Pozdní glaciál

6.1.1. Nejstarší dryas

V průběhu nejstaršího dryasu ukazuje pyl z lokality Steregoiu v severním Rumunsku přítomnost *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*, *Juniperus* a *Ephedra*. Pyly stromů se podílely v tomto období maximálně 50 %. Hlavními složkami AP části pylového spektra byly rody *Pinus*, *Betula*, *Alnus* a *Salix* (Feurdean, 2012).

6.1.2. Interstadiál bølling

Během interstadiálu bølling význam stromů v pylovém záznamu rostl, hlavní složkou lesů byly rody *Pinus*, *Betula* a *Salix* (Feurdean, 2012).

6.1.3. Starší dryas

Do tohoto období spadají záznamy na lokalitách Preluca Tiganului, Luci, Iezerul Calimani. Během staršího dryasu byly hlavní složkou AP části pylového spektra rody *Pinus* a *Betula*. Na významu však opět nabývala bylinná složka pylového spektra, jejíž dominanty se oproti nejstaršímu dryasu prakticky neměnily (Feurdean, 2012).

6.1.4. Interstadiál allerød

V interstadiálu allerød začal záznam na lokalitě Mohos 1, ta se nachází v jižní části východních Karpat. Během tohoto období zde převládal pyl rodu *Pinus*, křivka fluktuuje kolem 50 % hodnoty a připadá nejspíš druhu *Pinus mugo*. Významně zastoupený je i pyl rodu *Betula*, jehož hodnota dosahuje hodnot 10 %. Nad hranicí jednoho procenta se pohybuje i pyl rodu *Picea*, což ukazuje na zachování tohoto taxonu v refugích. Rody *Ulmus* a *Quercus* jsou celkem pravidelně přítomny v pylovém záznamu této lokality, pravděpodobně však tato pylová zrna pochází z více či méně vzdálených oblastí a do pylového záznamu na lokalitě byla transportována (Tantau, 2003). Během tohoto interstadiálu se v pylovém záznamu z lokality Steregoiu nachází i druhy *Picea abies*, *Populus tremula* a rod *Ulmus* (Feurdean, 2012).

6.1.5. Mladší dryas

V Mladším dryasu opět vzrůstá křivka NAP. Na lokalitě Mohos 1 klesá podíl AP na polovinu oproti předchozímu období. Čeled *Poaceae* a bylinné druhy odpovídající stepnímu porostu nabývaly na významu, zejména rod *Artemisia* zaznamenal masivní expansi (Tantau, 2003). V průběhu celého pozdního glaciálu neklesla na lokalitě Steregoiu hodnota rodu *Pinus* pod 15 % (Björkman, 2003).

6.2. Holocén

6.2.1. Starší holocén

6.2.1.1. Preboreál

Na přelomu pleistocénu a holocénu se ve východních Karpatech rychle rozrostl hustý les složený převážně z taxonů *Pinus*, *Picea abies*, *Ulmus*, *Alnus* a *Betula*. Tyto rody tvořily převládající porost v době 11 000 až 9 800 cal. BP (Feurdean, 2012). *Pinus*, *Picea*, *Betula*, *Juniperus*, a *Alnus viridis* se objevují na počátku holocénu na lokalitě Poiana Știol, tato lokalita se nachází na severu Rumunska poblíž obce Borșa (Tantau, 2011). Na lokalitě Steregoiu se přechod pleistocénu do holocénu projevil nárůstem křivek rodů *Picea* a *Betula*, a nástupem rodu *Alnus* (Feurdean, 2008). Maxima na lokalitě Mohos 1 dosahuje křivka rodu *Betula*. Jako první z mesofilních stromů expandoval rod *Ulmus*. Rod *Picea* vykazuje stálou křivku. Hodnoty všech bylinných taxonů vykazují jejich ústup. V této době v okolí lokality Mohos 1 pravděpodobně rostly otevřené lesy složené z rodů *Pinus*, *Picea* a *Betula*, v teplejších místech i *Ulmus* (Tantau, 2003). Rychlý nárůst křivky rodu *Ulmus* na většině lokalit poukazuje na výskyt tohoto rodu v malých populacích v refugiích v průběhu pozdního glaciálu a na jeho šíření z refugií v časném holocénu (Tantau, 2011).

6.2.1.2. Boreál

V období boreálu na lokalitě Mohos 1 klesá křivka rodu *Pinus* a také rodu *Betula*. Tyto pionýrské druhy byly nahrazovány rodem *Picea* a objevily se i pyly opadavých rodů stromů – *Fraxinus*, *Quercus*, a *Tilia*. Vyvíjely se jilmo-jasanové lesy, kde byl rod *Quercus* zastoupen jen skromně. Rod *Corylus* není v pylovém záznamu této lokality hojný (Tantau, 2003). Na lokalitě Poiana Știol dosahoval na počátku boreálu rod *Corylus* svého maxima (30 %). Křivka druhu *Picea abies* se pohybuje mezi 45 – 55 %. Na vzestupu jsou mezofilní druhy rostlin (Tantau, 2011). Malý ústup rodů *Corylus*, *Quercus* a *Fraxinus* nastal kolem roku 8600 cal. BP. Ve stejnou dobu bylo zaznamenáno maximum rodu *Tilia*. Roztroušená, leč stálá přítomnost rodů *Fagus* a *Carpinus* naznačuje, že už v době 8500 cal. BP pronikaly tyto druhy do oblasti severního Rumunska (Feurdean, 2005).

6.2.2. Střední holocén (atlantik)

Na počátku atlantiku začal záznam na lokalitách Cristina (datován 8000 cal. BP) a Taul Maree Bardau (7050 cal. BP) (Farcas, 2013). Začátkem klimatického optima dosáhl svého maxima rod *Fraxinus*, s nímž koreluje rod *Ulmus*. Les, jehož hlavní složkou byly tyto dřeviny, zaznamenal v této době největší územní rozsah. V tomto lese se nacházely i rody *Acer*, *Hedera* a *Viscum* (Tantau, 2003). Druh *Picea abies* tvořil podstatnou a stálou populaci, je hojnější než druh *Corylus Avelana*, avšak méně početný než druh *Alnus viridis*. Na lokalitě Cristina odpovídají tyto hodnoty i současné situaci (Farcas, 2013). Hodnota rodu *Corylus* na lokalitě Mohos 2 (na které v tomto období začíná záznam) dosahuje hodnoty 25 %. Objevuje se rod *Carpinus* a dosahuje na lokalitě Mohos 1 hodnoty až 20 %,

podobně i rod *Corylus*. Naopak silně klesá zastoupení rodů *Ulmus* a *Fraxinus*, pravděpodobně jde o lokální abnormalitu, poněvadž na sousední lokalitě nemá tento jev obdoby (Tantau, 2003). Na lokalitách Cristina i Taul Maree Bardau byly v pylovém záznamu z tohoto období rovněž nalezeny rody *Ulmus*, *Tilia*, a *Fraxinus*, v porostu v okolí lokalit však tyto rody nehrály nejpodstatnější roli (Farcas, 2013). Svého maxima v období atlantiku dosáhla čeleď Ericaceae (Tantau, 2003). Okolo 7118-7023 cal. BP klesá prudce křivka rodu *Corylus*, stejně tak u rodu *Picea*. Během atlantiku se objevila i první pylová zrna obilovin (Tantau, 2003). Na lokalitě Poiana Știol rovněž klesá hodnota rodu *Corylus*, a to až k 10 %. Mírně stoupají taxony *Ulmus*, *Fraxinus*, *Quercus*, *Picea abies*, *Alnus* a *Betula*, souvisle se objevují v pylovém záznamu i druhy *Carpinus betulus* a *Fagus sylvatica* (Tantau, 2011). V okolí lokality Taul Maree Bardau byly přítomné i taxony *Pinus mugo*, *Betula*, *Salix* a *Alnus*. Kontinuální přítomnost pylových zrn druhu *Carpinus betulus* se dříve objevuje na lokalitě Taul Maree Bardau (6800 cal. BP) a později na i na lokalitě Cristina (6100 cal. BP). Kolem roku 6000 cal. BP se objevuje druh *Fagus sylvatica* (Farcas, 2013). Z NAP jsou v pylovém záznamu přítomny čeledi *Poaceae*, *Cyperaceae* a *Urticaceae*, AP složka však v pylovém záznamu převládá. Roste podíl druhu *Carpinus betulus*, hojně je zastoupen smrk (*Picea abies*) a nového maxima dosahuje křivka druhu *Alnus viridis*. Druh *Carpinus betulus* dosáhnul maxima (20 %) 6000 cal. BP na lokalitě Taul Maree Bardau a na lokalitě Cristina o 200 let později (Farcas, 2013). Další vzestup druhu *Carpinus betulus* zaznamenáváme v období 5600 – 5300 cal. BP, díky klimatické změně uprostřed holocénu, kdy došlo k poklesu teplot i srážek. Nový taxon v oblasti – *Fagus sylvatica*, který byl ve vyšších polohách doplněn smrkem a v nižších polohách habrem, si od 5100 cal. BP upevňoval pozici (Farcas, 2013). Na konci atlantiku zastoupení druhu *Carpinus betulus* strmě stoupá, naopak klesají křivky rodů *Ulmus*, *Fraxinus* a *Corylus* (Tantau, 2011).

6.2.3.Mladší holocén

6.2.3.1.Subboreál

Na počátku subboreálu dosahuje na lokalitách Mohos 1 a 2 křivka rodu *Carpinus* svého maxima. V tomto období vegetaci v kráteru tvořil hlavně *Carpinus*, na stinnějších místech doplněný rodem *Picea* (Tantau, 2003). Na lokalitě Taul Maree Bardau křivka druhu *Fagus sylvatica* od 3650 cal. BP neklesá pod hodnotu 10 %. Kolem 3100 cal. BP dosáhl na lokalitě Taul Maree Bardau druh *Fagus sylvatica* svého maxima (Farcas, 2013). Na lokalitě Cristina je vývoj křivky druhu *Fagus sylvatica* odlišný, rychle roste a významný podíl si drží asi 2000 let. V průběhu této etapy vykazuje dvě maxima – první 4780 cal. BP a druhé 3360 cal. BP (Farcas, 2013). Na lokalitě Cristina i Taul Maree Bardau částečně koreluje křivka druhu *Fagus sylvatica* s druhy *Picea abies* a *Carpinus betulus*. Existují však i období kdy byly tyto křivky vzájemně asynchronní, pravděpodobně kvůli přílišné reprezentaci druhu *Alnus viridis* v pylovém spektru. Na lokalitě Cristina dosahuje druh *Abies alba* 5% maxima kolem 3200 cal. BP (Farcas, 2013). Na konci subboreálu způsobily teplejší zimy na lokalitě Steregoiu prudký pokles rodu *Picea*, a zároveň znatelný vzestup rodu *Carpinus* (Feurdean, 2008).

6.2.3.2. Subatlantika

V kráteru Mohos během subatlantiku zažíval optimum rod *Fagus*, vytlačující rod *Picea*. Sporadicky se objevovala i pylová zrna rodu *Abies*. NAP nebyly hojně zastoupeny avšak v záznamu lokality Mohos 1 se pravidelně objevuje pyl taxonů *Secale* a *Plantago lanceolata*, které jsou indikátory antropogenního působení v okolí lokality (Tantau, 2003). V průběhu mladšího subatlantiku se v záznamu lokality Mohos 1 pravidelně objevuje pyl rodů *Juglans* a *Secale*. Křivka rodu *Fagus* klesá, naopak mírně stoupá křivka rodu *Pinus*, to souvisí s lidskou činností a otevíráním krajiny (Tantau, 2003). Na konci pylového záznamu lokality Mohos 1 se objevuje pyl kukuřice (*Zea*), který indikuje pěstování kukuřice v okolí lokality (Tantau, 2003). V okolí lokality Steregoiu rostl v tomto období hustý les, jeho dominantní složku tvořil rod *Fagus*, zatímco rody *Quercus* a *Carpinus* byly méně hojné. Rody *Ulmus*, *Picea* a *Corylus* se kolem 2000 cal. BP ze záznamu zcela vytratil. Lesní porost se postupně otevíral, což indikuje druh *Plantago lanceolata* (Björkman, 2003). Na lokalitě Taul Maree Bardau dosahoval druh *Abies alba* svého maxima (necelých 10 %) během 2500 cal. BP. Masivní úbytek tohoto druhu v posledních několika dekádách je zapříčiněn vlivem člověka. V pylovém záznamu lokality Taul Maree Bardau byl výskyt druhů *Picea abies* stejně jako *Carpinus betulus* a *Fagus sylvatica* antropogenně ovlivněný. Oproti tomu v záznamu na lokalitě Cristina vykazuje druh *Picea abies* několik maxim nesouvisejících s taxony *Alnus viridis* a *Fagus sylvatica*. Další rody, které se zde vyskytovaly, byly: *Pinus*, *Betula*, *Ulmus*, *Quercus*, *Tilia*, *Corylus*, *Alnus*. Naopak jen sporadicky jsou v pylovém spektru zastoupena pylová zrna *Fraxinus*, *Juniperus*, *Pinus cembra* a *Larix*. Přemíra *Alnus viridis* na obou lokalitách byla dána spíše půdními než klimatickými podmínkami, ovlivňuje však projev dalších druhů zejména: *Picea abies*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus* a *Abies alba*. Byliny byly v tomto období reprezentovány zejména pyly Poaceae, Cyperaceae, Asteroideae, Urticaceae, Rosaceae, Fabaceae, Rubiaceae, *Artemisia* a obilninami. Ostré maximum čeledi Cyperaceae na lokalitě Taul Maree Bardau během 1190 cal. BP bylo důsledkem redukce stromových taxonů, jež byly dříve dominantní v této oblasti (*Picea abies*, *Fagus sylvatica* a *Abies alba*). Na této jediné lokalitě poměr AP/NAP výrazně narostl ve prospěch bylinných pylů, avšak tuto změnu je možné připsat člověku. Jeho přítomnost na lokalitě Taul Maree Bardau indikují pylová zrna taxonů Poaceae, Cyperaceae, Urticaceae, *Artemisia*, *Plantago*, *Cannabis*. Na lokalitě Cristina je lidská činnost doložena pyly obilovin, *Secale* a *Cannabis* (Farcas, 2013). Z průběhu posledních 300 let je z lokality Steregoiu doložena značná část taxonů indikujících činnost člověka jsou to: *Hordeum*, *Secale*, *Cannabis*-typ, *Centaurea cyanus*-typ, *Rumex acetosa*/R. *acetosella*. Množství těchto pylů je však malé, takže se pole pravděpodobně nenacházela v bezprostředním okolí lokality Steregoiu jistě však zaujímala značnou plochu v údolí pod touto lokalitou. (Björkman, 2003).

7. Vývoj životního prostředí v Jižních Karpatech

7.1 Pozdní glaciál

7.1.1. Nejstarší dryas

V nejstarším dryasu byl porost v Jižních Karpatech otevřeného charakteru, v pylovém záznamu převažuje NAP složka, a to především *Artemisia* a *Poaceae* (Tantau, 2006). Ve stromové části pylového spektra se vyskytuje hlavně *Pinus*, *Betula*, objevují se však i taxony jako *Juniperus* a *Salix*. Na lokalitě Avrig, kterou najdeme nedaleko stejnojmenného města, dosahuje *Pinus* hodnot 25 % a *Betula* 15 % (Tantau, 2006).

7.1.2. Interstadiál bølling

V teplejším období interstadiálu bølling došlo k poklesu podílu NAP složky, ubývají všechny bylinné taxony (Tantau, 2006). Ze stromových pylů měl největší podíl pyl rodu *Pinus*. Na lokalitě Avrig křivka rodu *Pinus* prudce stoupá na hodnoty 50 – 70 %, to poukazuje na porost otevřených lesů tvořených hlavně rodem *Pinus* (Tantau, 2006). Rod *Betula* dosahuje hodnoty 10 %, což ukazuje přítomnost v okolí lokality. Rod *Picea* se vyskytuje v pylovém spektru zřídka a pod hranicí jednoho procenta, pravděpodobně sem byl tento pyl transportován z refugií. Rod *Salix* dosahuje hodnoty až 5 % (Tantau, 2006).

7.1.3. Starší dryas

Starší dryas se projevuje v pylovém záznamu lokality Avrig poklesem křivky rodu *Pinus* a naopak vzrůstem NAP. Dominanty NAP spektra se oproti nejstaršímu dryasu nezměnily (Tantau, 2006). V tomto období začal pylový záznam na lokalitě Taul Zanogutii (Feurdean, 2012).

7.1.4. Interstadiál allerød

Během interstadiálu allerød se na lokalitě Avrig vyskytovaly rody *Ulmus* a *Quercus*. Nejdůležitější složkou pylového spektra však byly v tomto období rody *Pinus* a *Betula* (Tantau, 2006). Větší množství dostupné vody v tomto období opět umožnilo rozvoj lesů. Na lokalitě Taul Zanogutii byly v této době hojně přítomné rody *Pinus*, *Betula*, *Alnus* a *Salix* (Feurdean, 2012).

7.1.5. Mladší dryas

Mladší dryas začal v záznamu lokality Avrig prudkým vzestupem křivky rodu *Betula* na hodnoty 30–40 %. Vzestup zaznamenaly i bylinné taxony *Artemisia*, *Chenopodiaceae* a *Rosaceae* což svědčí o ústupu lesa, tvořeného převážně rodem *Pinus*. Kvůli chladnějším podmínkám, dosahuje pyl *Pinus* hodnot jen 20–30 %. *Artemisia* a *Poaceae* vykazují v této době svá maxima. Pravidelně se v pylovém záznamu této lokality vyskytuje rod *Alnus*, ojediněle i rod *Ulmus* (Tantau, 2006). V malém množství přítomen i pyl rodu *Picea* (Feurdean, 2011). Pyly rodů *Ulmus* i *Picea* pravděpodobně ještě pocházely z refugií. Na lokalitě Taul Zanogutii v tomto období nacházíme pyl charakterizující stepní vegetace a tundry: *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*, *Juniperus* a *Ephedra* (Feurdean, 2012).

7.2.Holocén

7.2.1.Starší holocén

7.2.1.1.Preboreál

Na počátku holocénu došlo k poklesu hodnot rodu *Betula* a naopak nárůstu rodu *Corylus* (Bodnarius et al., 2002). Na Lokalitě Ponor hrál od počátku preboreálu rod *Betula* důležitou roli. Později, pravděpodobně vlivem požárů, ztratil na významu a jeho místo zaujaly rody *Corylus* a *Picea* (Bodnarius et al., 2002). Rod *Ulmus* začal tvořit kontinuální křivku jako první mesofilní druh. Během preboreálu se začaly objevovat rody *Quercus* a *Tilia*. Hodnota rodu *Pinus* zůstává na 20 %, avšak stoupá hodnota rodu *Picea* (Tantau, 2006). Stepní druhy (především rod *Artemisia*) ubývaly, kdežto Rosaceae a Poaceae začaly být přítomny i ve vyšších hodnotách. V tomto období rostl v okolí této lokality les tvořený pravděpodobně rodem *Pinus* doplněným rodem *Betula* (Tantau, 2006). Přejít z preboreálu do boreálu se projevil ústupem rodů *Pinus* a *Betula*, tyto pionýrské druhy jsou nahrazovány rodem *Picea* a mezofilními druhy. Rod *Ulmus* dosahuje v pylovém spektru hodnoty 20 % a křivky *Fraxinus*, *Quercus*, *Tilia* a *Alnus* se stávají zapojenými. Rod *Picea* pravděpodobně nerostl přímo na lokalitě, tam se spíše vyskytovaly porosty rodu *Ulmus* (Tantau, 2006). Na lokalitě Taul Zanogutii se nachází na počátku holocénu pyl taxonů *Pinus*, *Betula*, *Alnus* a *Picea abies* (Feurdean, 2012).

7.2.1.2.Boreál

V boreálu dosáhl rod *Ulmus* na této lokalitě svého maxima (30 %). Stejně tak svého maxima (5 % z celkového pylového záznamu) dosáhl rod *Fraxinus*. Zřetelný je vzestup rodu *Quercus*, a rovněž rodů *Corylus* a *Tilia* jejichž křivky se stávají zapojené. *Tilia* dosahuje maxima a na konci boreálu se zastavuje pád hodnot rodů *Betula* a *Pinus* (Tantau, 2006).

7.2.2Střední holocén (atlantik)

Na lokalitách Ponor a Bergerie se v období 7600 – 7500 cal. BP objevoval pyl rodu *Abies* (Bodnarius et al., 2002). Počátek atlantiku byl charakteristický maximem rodu *Corylus* jak na lokalitě Avrig, tak i na celém území Rumunska. Rod *Picea* zůstává na hodnotě 5 %, avšak hodnoty pylu mezofilních druhů klesají. Rod *Betula* stoupá na hodnotu 10 %. Pravidelně se v záznamu objevuje rod *Fagus* v průběhu celého období kdežto rody *Carpinus* a *Acer* najdeme pravidelně v pylovém záznamu až později (Tantau, 2006). Na počátku atlantiku se na lokalitě Avrig objevily první pyly obilovin. V průběhu atlantiku křivka rodu *Corylus* dočasně klesá a naopak stoupají křivky rodů *Fraxinus*, *Ulmus* a *Tilia*. Stoupá též křivka rodu *Picea* a v zapojenou křivku přechází rod *Carpinus*. V následující vrstvě pylového záznamu rod *Corylus* opět stoupá a s ním i rody *Carpinus* a *Alnus*. Na konci této vrstvy se dramaticky rychle zastavil růst křivky rodů *Corylus* i *Carpinus* pravděpodobně vlivem člověka (Tantau, 2006). Na konci atlantiku na lokalitách Cimetiere a Bergerie křivka taxonů Poaceae, *Rumex*, Urticaceae, Chenopodiaceae stoupá stejně jako hodnoty rodů *Carpinus* a *Fagus*. Tato změna může být způsobena klimatickou oscilací i vlivem člověka (Bodnarius et al., 2002).

7.2.3.Mladší holocén

7.2.3.1.Subboreál

Na počátku subboreálu se na lokalitě Avrig prvně se objevil pyl rodu *Secale* doprovázený dalšími obilnými pyly (Tantau, 2006). Stejně tak v Banátských horách se od počátku Subboreálu vyskytovaly pyly obilovin (Bodnarius et al., 2002). V průběhu subboreálu rod *Carpinus* dosáhl maxima (40 %), a pak prudce klesl na 25 %, zřejmě v důsledku lidské činnosti. Ostře klesají i křivky rodů *Corylus*, *Quercus* a *Fraxinus*. Objevuje se zapojená křivka rodu *Fagus* a nadále strmě stoupá (Tantau, 2006). Pravidelně se v pylovém záznamu objevuje druh *Abies alba* a prvně se objevuje i pyl *Juglans*. Křivky rodů *Corylus*, *Ulmus*, *Fraxinus* a *Tilia* klesají (Tantau, 2006). Na konci subboreálu na lokalitách Padis a Bergerie v horách Apuseni vzrůstají křivky taxonů Poaceae, *Artemisia*, Chenopodiaceae, *Rumex*, Urticaceae, *Plantago* (Bodnarius et al., 2002).

7.2.3.2.Subatlantik

Během subatlantiku pylovému spektru dominuje rod *Fagus* (30 %), který rostl v bezprostředním okolí lokality; dále rod *Carpinus* (5 – 30 %). Pyl rodu *Abies* se pravidelně objevuje v průběhu celého subatlantiku. Na lokalitě Avrig se nachází i pyl rodu *Juglans* (Tantau, 2006). Bylinná složka pylového spektra nebyla v této době hojně zastoupena, avšak pravidelně se objevuje pyl *Secale*, obilnin a druhu *Plantago lanceolata* což jsou indikátory lidské přítomnosti. V průběhu posledních 800 let na lokalitě Avrig 2 dochází k poklesu hodnot rodu *Carpinus*, naopak rod *Alnus* zaznamenává stálý nárůst. Roste i křivka čeledi Poaceae a pyly *Secale*, obilnin a druhu *Plantago lanceolata* překračují 1 %. Křivka rodu *Fagus* prudce klesá pod 10 %, avšak v pylovém záznamu zůstává tento rod ještě stále přítomen. S antropogenním otevíráním lesních porostů se pojí i další vzestup čeledi Poaceae. Od 495 cal. BP se objevuje i pyl rodu *Zea* (Tantau 2006). Přičiněním člověka klesá hodnota AP (Bodnarius et al., 2002).

8. Fylogeografie vybraných jehličnanů

Protože moje další práce se bude zabývat dynamikou smrku v Západních Karpatech. Vybrala jsem pro fylogeografický přehled jehličnaté druhy stromů a to jedli, která glaciální maximum v Karpatech nepřežila a dnes je důležitou složkou lesa. Smrk pro prozkoumání jeho karpatských refugií. Modřín jsem vybrala jako příklad druhu důležitého v Glaciálním období.

8.1 Jedle Bělokorá (*Abies alba*)

Příkladem druhu, který glaciální maximum v Karpatech nepřežil, avšak v období před glaciálním maximumem se zde nacházel je právě jedle (*Abies alba*). Makrozbytky jedle se našly na Moravě v období glaciálu předcházejícímu LGM (Liepelt et al. 2009). Refugium jedle se v poslední době ledové podařilo prokázat v Pyrenejích. Populace jedlí přežila glaciální maximum i na jihu Apeninského poloostrova v Kalábrii. Tato populace je od ostatních evropských populací geneticky velmi odlišná a pravděpodobně se oddělila už před začátkem poslední doby ledové. Do střední Evropy se však *Abies alba* dostala z efektivního refugia v severních Apeninách kde záznamy sahají až do 13 957 cal. B.P. a z refugia nacházejícího se ve francouzsko-italských přímořských Alpách (Liepelt et al. 2009). Toto refugium vysvětluje rychlou expanzi do oblasti Vogéz, pohoří Jura a Švýcarských Alp. Poslední prokázané refugium se nachází na jihu a jihovýchodě balkánského poloostrova, zde však z pylu nelze poznat, zda náleží druhu *Abies alba* nebo jinému například *Abies cephalonica* (Liepelt et al. 2009). Jedna větev šíření z tohoto refugia míří do dinárských alp druhá do jižních a východních Karpat. Refugium se mohlo nacházet i ve slovinských Alpách a dinárských horách (Liepelt et al. 2009).

8.2 Smrk ztepilý (*Picea abies*)

V případě smrku jsou staré oblasti jeho výskytu v Evropě, tedy ty, kde se pyl smrku nachází alespoň od časného holocénu tyto: jihovýchodní Alpy, jih Českého masivu, Západní Karpaty, sever Dinárských hor, rumunské Karpaty a jihozápad Bulharských hor (Tollefsrud et al. 2008). Během glaciálu se však těž nacházela refugia na Skandinávském poloostrově a v dnešním Rusku. Tyto severské populace jsou dobře oddělené od jižních pravděpodobně toto rozdělení trvá již několik glaciálních cyklů (Tollefsrud et al. 2008). Refugium se podařilo prokázat v pohoří Retezat, což je

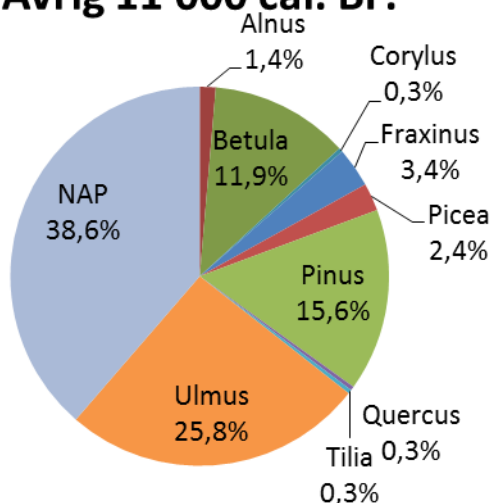
jedna z oblastí kde smrk přežil glaciální maximum v Karpatech (Magyari et al. 2011). Vývoj populace během glaciálu ovlivňovaly klimatické a enviromentální faktory především topografie povrchu, nadmořská výška a vzdálenost ledovce. Refugium Retezat bylo zdrojem unikátního DNA haplotypu a místní populace dnes vykazuje nízkou DNA diversitu. Podle genetické studie byla původní glaciální populace geneticky bohatší avšak prošla v Holocénu několikanásobným efektem hrdla láhve (Magyari et al. 2011). Znatelný nárůst pak v rámci této populace nastal kolem 10 000 cal. BP. V této době se smrková populace plošně rozšiřuje z oblasti, kde tento druh přežil glaciál, a osidluje nová stanoviště například po zatlačeném modřínu. Během holocénu si prošla místní populace smrků třemi efekty hrdla láhve. Prvním zúžením populace prošla 9180 cal yr BP nejspíš díky rozšiřování jezera v této době. Druhé zúžení v období 7200 cal. BP odpovídá nástupu *Carpinus betulus* který měl v této době příhodné podmínky a spolu se smrkem vytlačuje i lisku. Třetí efekt hrdla láhve začal před 2200 lety a byl způsoben lidskou činností doplňuje ho ústup mnoha dalších lesních prvků a naopak nástup bylin indikujících zásah člověka do krajiny (Magyari et al. 2011). Populace z pohoří Retezat si je velmi geneticky blízká s populací v bulharských horách (Tollefsrud et al. 2008).

8.3.Modřín opadavý (*Larix decidua*)

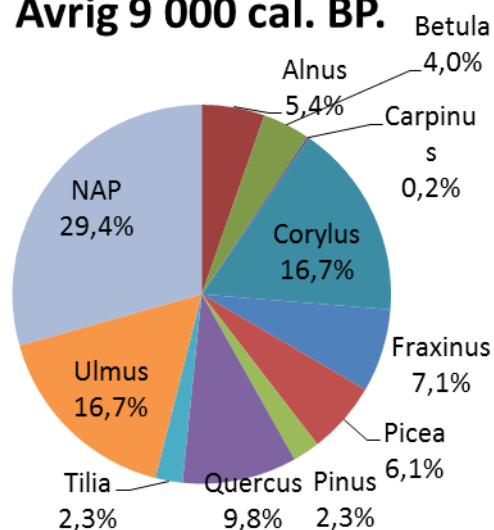
U modřínu opadavého můžeme, se podle mitochondriální i nuklerární DNA rozlišuje řada haplotypů v alpských i v karpatských populacích. Oba tyto druhy haplotypů dohromady prokazují, že jedna skupina patří karpatské oblasti, druhá skupina jasně souvisí s Alpami (Wagner et al. 2015). V rámci alpské skupiny je nejvíce rozšířen typ z rakouských a tyrolských Alp, zasahuje nejen do dalších částí Alp ale i do střední Evropy. Oproti tomu žádný karpatský typ se v Alpách takto silně neprojevil (Wagner et al. 2015).

9.Vlastní analýza dat

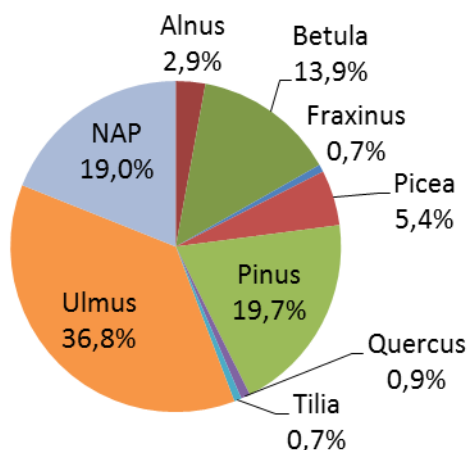
Avrig 11 000 cal. BP.



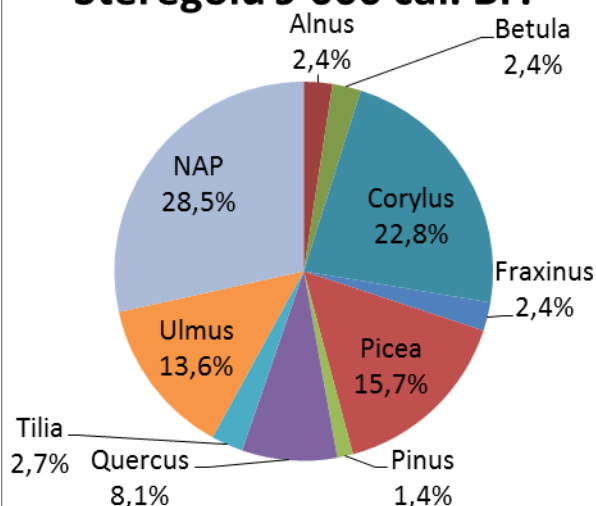
Avrig 9 000 cal. BP.



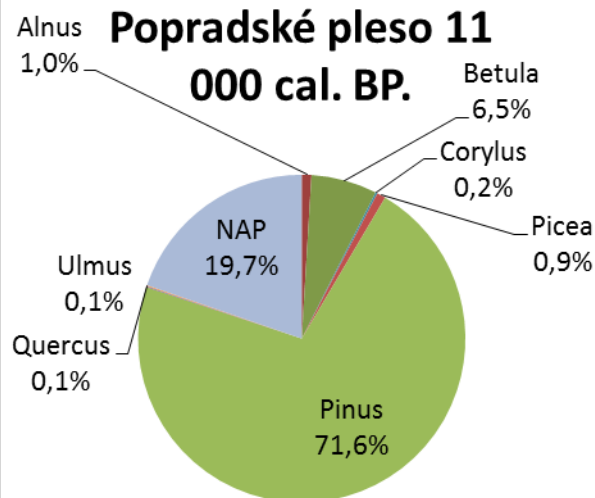
Stereogiu 11 000 cal. BP.



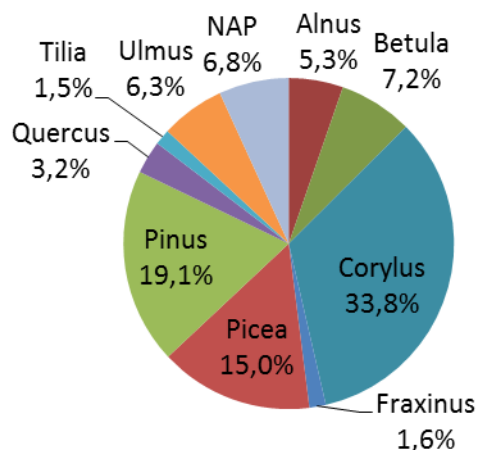
Stereogiu 9 000 cal. BP.



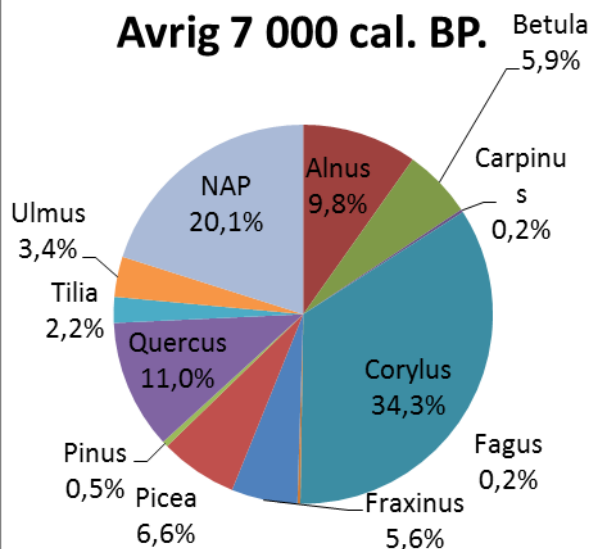
Popradské pleso 11 000 cal. BP.



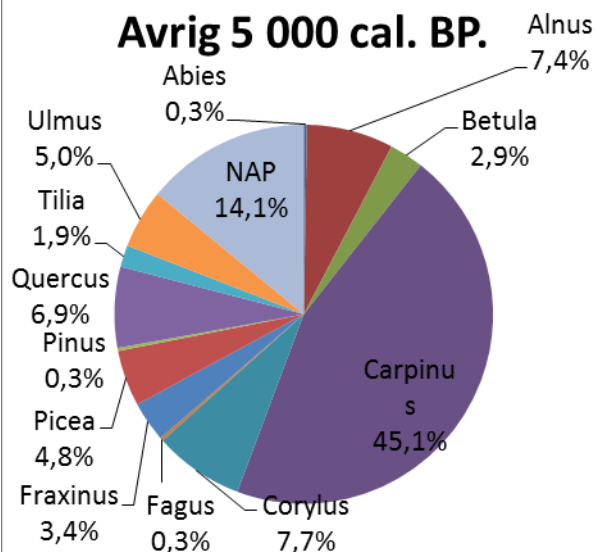
Popradské pleso 9 000 cal. BP.



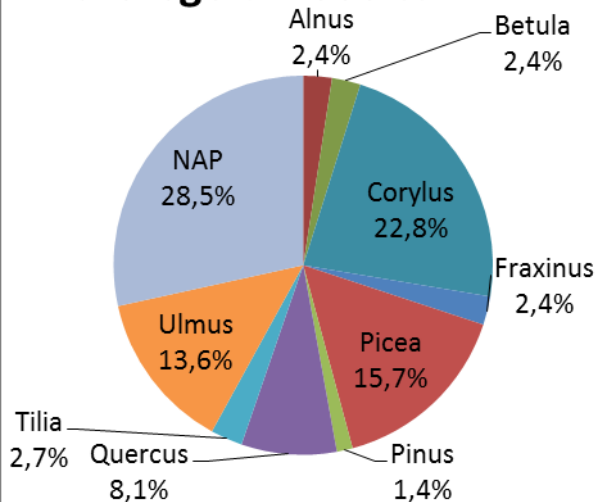
Avrig 7 000 cal. BP.



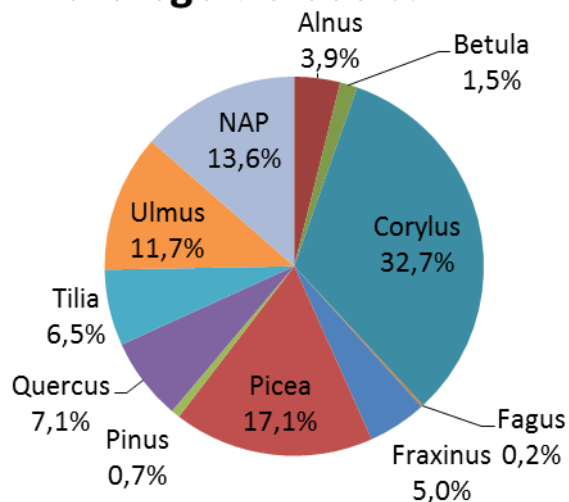
Avrig 5 000 cal. BP.



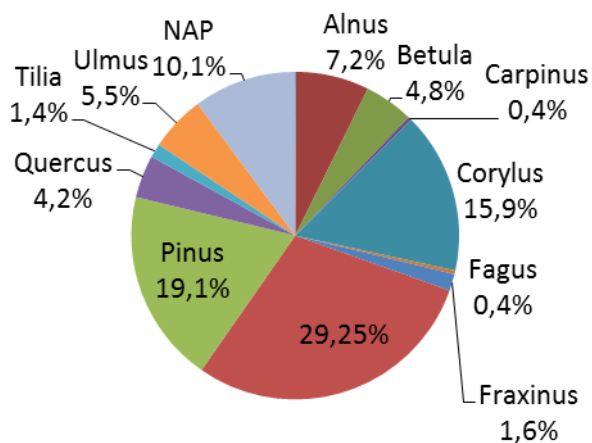
Steregoiu 7 000 cal. BP.



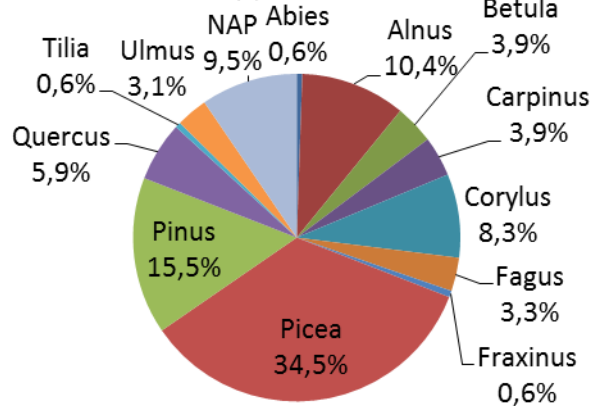
Steregoiu 5 000 cal. BP.

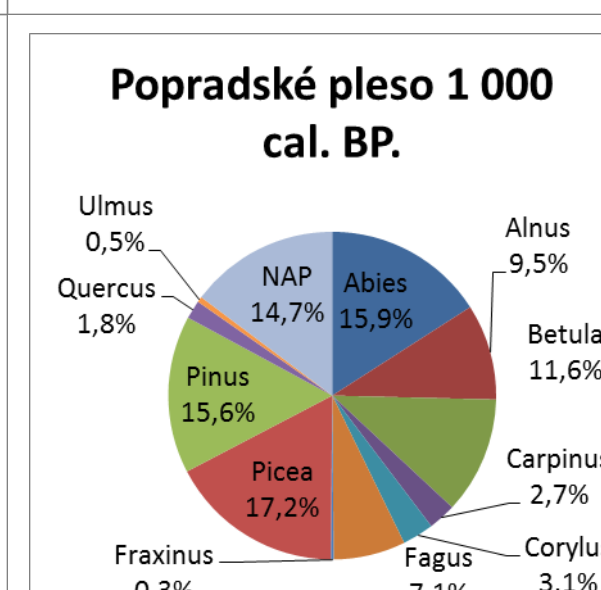
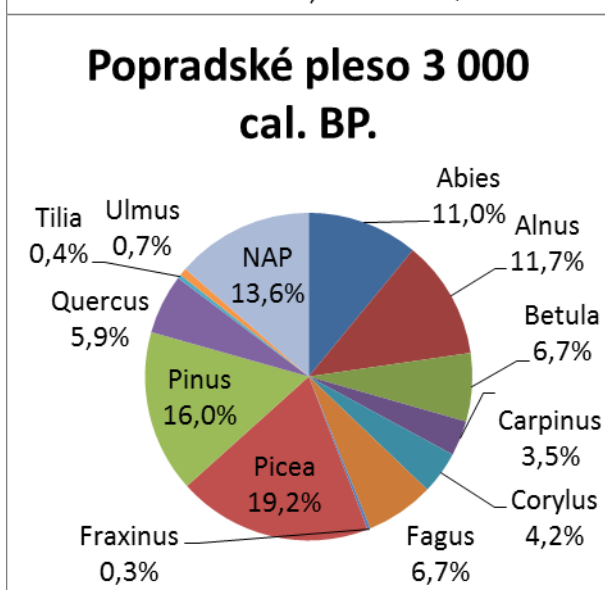
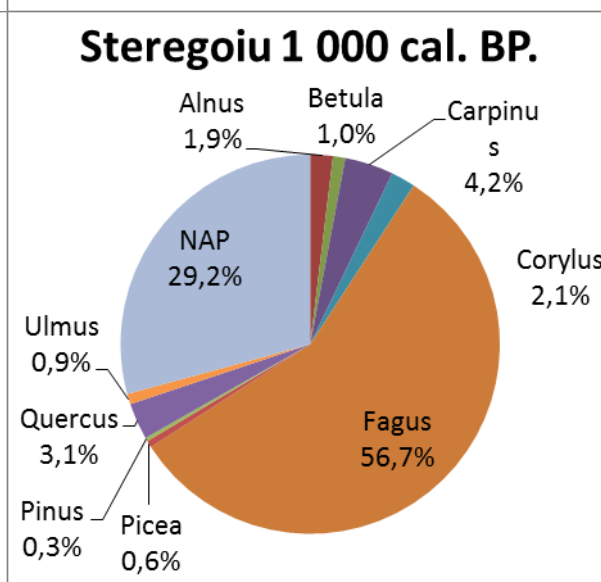
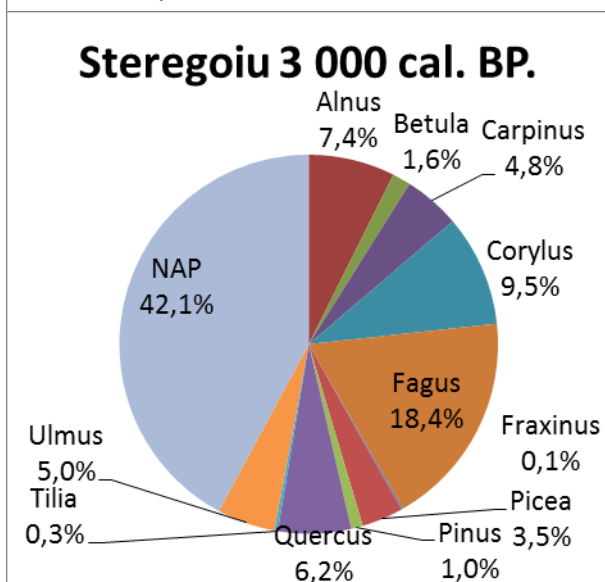
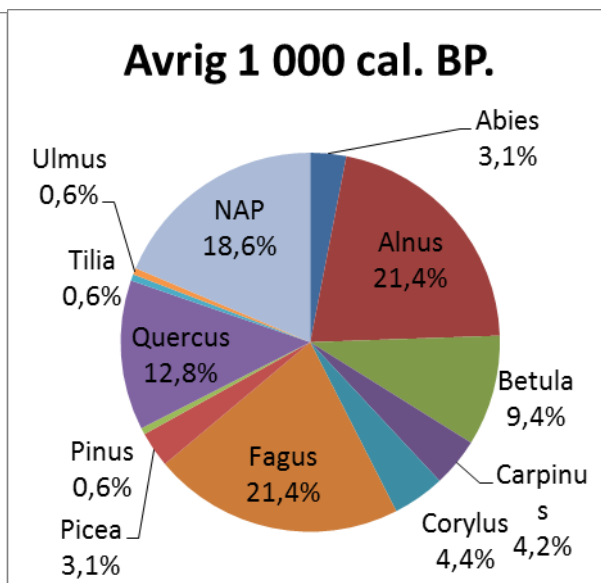
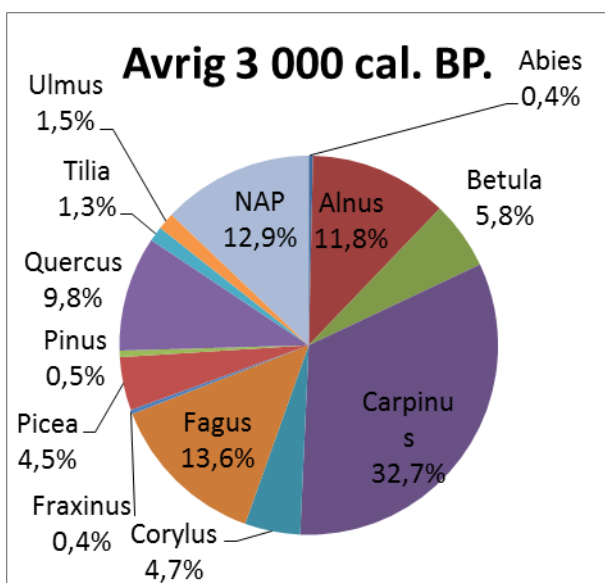


Popradské pleso 7 000 cal. BP.



Popradské pleso 5 000 cal. BP.





9.1 Grafy 11 000 cal. BP

První série grafů srovnává data z lokalit Avrig, Steregoiu a Popradské pleso na počátku holocénu. Ze zastoupení v pylovém spektru je zřejmé, že ve východních a jižních Karpatech tvořil od počátku holocénu rod *Ulmus* významnou složku vegetace (dle pylového záznamu až 37 %). V pylovém záznamu západních Karpat v tomto období rod *Ulmus* není zastoupen. Naopak na lokalitě Popradské pleso, která se nachází v Západních Karpatech, tvoří v této době téměř tři čtvrtiny záznamu pylu rodu *Pinus*. Je nasnadě, že v západních Karpatech byl na počátku holocénu nejrozšířenější právě tento rod. Druhou nejvýznamnější složkou na této lokalitě je pyl rodu *Betula* (6 %). Ostatní AP pyly jsou na lokalitě Popradské pleso zastoupeny jen v marginálním množství. Na lokalitách Avrig a Steregoiu tvoří pyl rodů *Pinus* a *Betula* rovněž podstatnou složku pylového záznamu; souhrnné zastoupení pylu těchto rodů je přibližně stejné jako u rodu *Ulmus*. Ostatní dřeviny v tomto období tvoří výrazně menší část pylového spektra. Na lokalitách Steregoiu a Popradské pleso tvoří bylinná složka pylového spektra cca 20 % z celkové sumy pylových zrn. Na lokalitě Avrig tvoří NAP pyly cca 40% pylového záznamu.

9.2 Grafy 9 000 cal. BP

Ve druhé polovině staršího holocénu klesá na lokalitách Steregoiu i Popradské pleso podíl NAP složky pod 10 %. Na lokalitě Avrig tvoří bylinná část pylového spektra necelých 30 %. Na všech třech lokalitách nabírá na významu rod *Corylus*; na lokalitě Steregoiu tvoří dokonce 42 % z celého pylového spektra. Značný podíl v rámci záznamu z Popradského plesa má stále rod *Pinus* (necelých 20 %) na ostatních lokalitách je však jeho výskyt v pylovém záznamu minimální. Významný podíl na lokalitách Popradské pleso a Steregoiu začíná tvořit rod *Picea* na obou těchto lokalitách dosahuje 15 %. Na lokalitách Avrig a Steregoiu tvoří rod *Ulmus* stále významnou část pylového spektra; hodnoty 6 % už dosahuje i na lokalitě Popradské pleso. Kolem 5 a 7% zastoupení se v Popradském plese pohybuje i rody *Alnus* a *Betula*. Nepatrně nižší zastoupení těchto rodů je i na lokalitě Avrig (6 a 4 %). V nepatrně vyšším zastoupení se zde začínají vyskytovat rody *Picea* a *Fraxinus* (6 a 7 %). Na lokalitě Steregoiu je pylové spektrum zastoupeno rody *Tilia* (3 %) a *Quercus* (8 %). Rod *Fraxinus* je na této lokalitě zastoupen 3 % z celkového pylového spektra. Na lokalitě Avrig rod *Quercus* představuje dokonce 10 % pylového spektra, naopak v Popradském plese dosahuje jeho podíl jen 3 %. Rody *Tilia* a *Fraxinus* v Popradském plese mají v tomto období v rámci pylového spektra zastoupení 2 %, pravděpodobně se v okolí lokality dlouhodoběji nevyskytovaly.

9.3. Grafy 7 000 cal. BP

Ve středním holocénu na lokalitě Popradské pleso dominuje pylovému záznamu rod *Picea* (cca 30 %). Nejvýznamnější ho doplňují rody *Pinus* (necelých 20 %) a *Corylus* (16 %). Na lokalitách Steregoiu a Avrig tvoří rod *Pinus* minimální podíl, největší část pylového spektra zde zaujímá rod *Corylus*, a to

23 a 34 %. Na lokalitě Steregoiu tento druh významně doplňují rody *Picea* (16 %), *Ulmus* (14 %) a *Quercus* (8 %). Na lokalitě Avrig zaujímá necelých 10 % pylového spektra rod *Alnus* a 11 % rod *Quercus*. Přes 5 % dosahují na lokalitě Avrig ještě rody *Betula*, *Picea* a *Fraxinus*, ostatní stromové druhy zde nepřekračují 3 %. NAP tvoří nejvýznamnější podíl na lokalitě Steregoiu (28 %), na lokalitě Avrig dosahuje 20 % a na lokalitě Popradské pleso jen 10 %.

9.4.Grafy 5 000 cal. BP

Ve druhé polovině Holocénu dominuje na každé lokalitě jiná dřevina. Na lokalitě Popradské pleso je to rod *Picea* (34 %), na lokalitě Steregoiu rod *Corylus* (33 %) a na lokalitě Avrig rod *Carpinus* (45 %). Významnými složkami pylového spektra na lokalitě Popradské pleso jsou v tomto období i rody *Pinus* (15 %), *Alnus* (10 %), *Corylus* (8 %) a *Quercus* (6 %). Na lokalitě Steregoiu v záznamu převažuje pyl rodů *Corylus* (32 %), *Picea* (17 %) a *Ulmus* (11 %). Kolem 7 % zaujímají rody *Tilia* a *Quercus*. Podíl rodů *Fraxinus* činí 5 % a *Alnus* 4 %, ostatní druhy jsou v pylovém spektru zastoupeny pouze podružně. Na lokalitě Avrig významně doplňují převažující rod *Carpinus* (45 %) rody *Alnus*, *Corylus* a *Quercus*, jejichž zastoupení je cca 7 %. Hranici 5 % překračují ještě *Picea* a *Ulmus*. V této době se na lokalitách Avrig a Popradské pleso v akcesorickém množství prvně objevuje i pyl rodu *Abies*. Množství NAP se pohybuje v intervalu cca 10 až 14 %.

9.5.Grafy 3 000 cal. BP

V mladším holocénu na všech 3 lokalitách výrazně vzrostl podíl rodu *Fagus*. Největší část pylového záznamu zaujímá na lokalitě Steregoiu, kde je v této době dominantním druhem stromového pylu (18 %). Nejvýznamněji ho doplňuje pyl rodů *Corylus*, *Alnus* a *Quercus*. 5 % zde dosahují pyly rodů *Carpinus* a *Ulmus*. Na lokalitě Avrig v tomto období převažuje rod *Carpinus* (33 %). Dále jsou hojně zastoupeny rody *Fagus* (14 %) a *Alnus* (12 %). Na lokalitě Popradské pleso v pylovém záznamu převažují rody *Picea* (19 %) a *Pinus* (16 %). Tyto dva dominantní rody doplňují především rody *Abies* a *Alnus* (okolo 11 %). Více než 5% zastoupení má ještě *Betula*, *Fagus* a *Quercus*. Ostatní druhy stromového pylu nemají velký význam. Na lokalitách Popradské pleso a Avrig je v této době srovnatelné zastoupení NAP pylů. Naopak na lokalitě Steregoiu v této době vystoupal podíl NAP téměř k jedné polovině celkové sumy pylů (42 %).

9.6.Grafy 1 000 cal. BP

Na lokalitě Avrig ze stromových pylů převažují rody *Fagus* a *Alnus* (cca 21 %). Tyto dva rody doplňují *Quercus* (13 %) a *Betula* (9 %), ostatní dřeviny se podílí na skladbě pylového spektra méně než 5 %. Na lokalitě Steregoiu výrazně převažuje pyl *Fagus* (57 %). Pravděpodobně tento druh rostl v Okolí lokality a proto zastínuje produkci pylu dalších druhů stromů. Mezi ostatními rody stromů mírně vynikají *Carpinus* a *Quercus*. Ostatní rody zaujímají minimální podíl. Na lokalitě Popradské pleso se v pylovém záznamu stejným dílem podílí rody *Abies* (16 %), *Picea* (17 %) a *Pinus* (16 %). Významně je doplňují ještě rody *Betula* (12 %), *Alnus* (9 %) a *Fagus* (7 %). Ostatní druhy stromů se v pylovém

záznamu podílí jen nepatrně. Na lokalitě Popradské pleso a Avrig tvoří NAP pyly 15 % a 19 % pylového spektra. Na lokalitě Steregoiu množství NAP pylů oproti předchozímu období kleslo, stále však zaujímají více než čtvrtinu pylového záznamu této lokality

10. Diskuze a souhrn

Ze zpracovaných dokumentů i mé analýzy dostupných dat vyplývá, že celé pohoří Karpat se z pohledu paleobiologického a paleoekologického nevyvíjelo jednotně. To je dáno především rozlohou tohoto horského celku, polohou jeho jednotlivých částí a také rozdílnými poměry během posledního glaciálního maxima.

Západní Karpaty se během glaciálního maxima nacházely nejbližší kontinentálnímu ledovci a na některých vrcholcích hor se nacházely horské ledovce. Mohlo by se tedy zdát, že v Západních Karpatech panovaly velmi drsné podmínky, které neumožnily vegetaci a nejen jí dobře přežít v této oblasti glaciál. Horské prostředí západních Karpat je však velmi rozmanité a tak zde v refugiích přežily nečekaně i organismy, pro které bylo glaciální klima spíše nehostinné například smrk.

Východní Karpaty zasahují více na jih a podmínky během glaciálního maxima zde byly jiné. A tak i základní kameny vegetace pozdního glaciálu v této oblasti byly rozdílné od Západních Karpat. Rovněž zde v refugiích přežil smrk druhová skladba lesa ve východních Karpatech byla však již v pozdním glaciálu pestřejší a krom nahosemenných, které byly dominantní právě v Západních Karpatech, se zde brzo vyvíjely jako důležitá součást lesního společenstva i listnaté druhy stromů.

Jižní Karpaty byly od kontinentálního ledovce nejdál a na první pohled zde tedy panovaly nejmírnější podmínky. Tak jako ve východních Karpatech zde rychle zaujaly důležité postavení krytosemené druhy stromů a proto nedošlo k většímu rozvoji jehličnatých lesů.

Vývoj vegetace v těchto třech oblastech spojuje v období pozdního glaciálu střídavý nárůst a ústup stromového pylu. Tento cyklus souvisí s chladnými obdobími stadiály a teplejšími interstadiály. Ve stadiálech nejstarší, starší i mladší dryas se nachází na lokalitách v Západních Karpatech vždy menší počet pylových zrn *Larix* a *Pinus* oproti interstadiálům. V glaciálu je důležitá i *Pinus cembra*, která je na počátku holocénu spolu s *Larix* zatlačena konkurenceschopnějšími dřevinami. Ne vždy však stadiální ochlazení musí znamenat i skutečný ústup lesního porostu oproti interstadiálním obdobím, částečně nižší teploty ve stadiálech omezují fertilitu zmíněných druhů. Naopak klimatické podmínky ve stadiálu nevadily tolik bylinám, které jsou obecně schopné rozmnožovat se rychleji, a jejich konkurenceschopnost posílilo znevýhodnění dřevin, proto v tomto období narůstá jejich podíl v pylovém spektru. Stejný vývoj poměru AP/NAP najdeme i ve Východních a Jižních Karpatech.

Od počátku holocénu se situace poměrně rychle mění. Původní dominanty řídkého lesa složeného z pionýrských druhů nahrazuje les hustší a druhově bohatší. Nejdříve se přirozeně rozšiřovaly druhy, které zde v refugiích přežily, a například smrk v Západních Karpatech se rychle stal dominantním ve vyšších nadmořských výškách a vytvořily se přirozené smrkové lesy. V údolích řek a na dalších vlhkých lokalitách se rozšířila olše. Stejně tak se velmi rychle ve Východních a Jižních Karpatech rozšířil jilm a vytvořil zde rovněž charakteristický typ lesa.

Typickým druhem jehož populace se po glaciálním maximu musela v Karpatech obnovit je jedle. Tento druh se rozšířil do oblasti Karpat ze severních Apenin a přímořských Alp.

Ve středním holocénu v době klimatického optima lesy zaujímají největší plochu a jsou také poměrně husté. Již v atlantiku se však zároveň v Západních, Jižních i Východních Karpatech začínají objevovat první stopy lidské činnosti. Jde především o malá množství pylu obilovin, které zpočátku byly pěstovány v malých plochách v úrodných údolích. V průběhu mladšího holocénu především pak subatlantiku se začíná projevovat stále větší zásah člověka do krajiny, mýcení lesů, ovlivňování jejich druhové skladby atp. V podstatě v současných vrstvách některých pylových záznamů napříč Karpatským pohořím byl nalezen i pyl kukuřice, která v Evropě není původním druhem.

11. Závěr

První část své bakalářské práce jsem zaměřila na charakteristiku především západních Karpat. A to proto, abych oblast, jejímž vývojem se zabývám, co nejpodrobněji poznala. Snažila jsem se proto co nejpřesněji popsat tuto oblast z hlediska geografického, klimatologického, a půdních pásem. Protože vegetace úzce souvisí s půdou v dané oblasti, věnovala jsem velkou pozornost půdní charakteristice Karpatských hor. Celkově mi tato část pomohla uvědomit si jak je oblast mého zájmu rozsáhlá a rozmanitá.

Těžištěm mojí bakalářské práce je však vývoj vegetace v oblasti Západních Karpat v době pozdního glaciálu a holocénu. Obě období jsem rozčlenila na drobnější celky tak, aby co nejlépe dokumentovaly probíhající změny a dominantní typy porostu v rámci každého období. Pylovou charakteristiku jsem pro oblast Západních Karpat doplnila malakologickými nálezy, které poskytují rovněž důležité svědectví a dobře pylovou charakteristiku doplňují, a to i v oblastech kde pylové záznamy chybí. Pro dokumentaci naprosto odlišných poměrů v jiných částech karpatského horského oblouku jsem připojila i informace o vývoji vegetace ve Východních a Jižních Karpatech. Karpaty jsou rozsáhlé pásemné pohoří. Zjistila jsem, že nejpodrobněji je z palynologického hlediska probádána oblast Západních Karpat. Vzhledem k velikosti a rozmanitosti Karpatského pohoří, považuji za vhodné pátrat po dalších lokalitách s potenciální možností nálezů podrobněji dokumentující vývoj právě v oblastech, kde podrobnější informace zatím chybí a věnovat se jejich zpracování. Zcela neprobádaná z hlediska pylových záznamů je oblast Ukrajinských Karpat. Vzhledem k velikosti území rumunských hor by tato oblast také potřebovala další výzkum. Dle mého názoru by mohly nové lokality pomoci například k přesnější lokalizaci refugií. Jsem si však vědoma toho že charakter těchto lokalit nikdy neumožní dosáhnout zcela rovnoměrného pokrytí lokalitami.

Pro moji další práci, která se bude věnovat dynamice smrků na lokalitě patřící do této oblasti, bylo důležité uvědomit si, že smrky přežily glaciální maximum v oblasti západních Karpat. Proto bylo jejich rozšíření v poledové době tak rychlé. Smrk byl důležitou součástí horských lesů ještě před příchodem člověka. V některých oblastech, kde smrk kdysi hojně rostl, byl lidskou činností jeho porost zcela zlikvidován. Jinde naopak byl smrk vysazen jako rychle rostoucí hospodářská dřevina s mnohostranným využitím.

12. Seznam Citací:

Alexandrowicz WP, Rybska E. 2013. ENVIRONMENTAL CHANGES OF INTRAMONTANE BASINS DERIVED FROM MALACOLOGICAL ANALYSIS OF PROFILE OF CALCAREOUS TUFA IN NIEDZICA (PODHALE BASIN, SOUTHERN POLAND). Carpathian Journal of Earth and Environmental Sciences. Nov;8:13-26.

Alexandrowicz WP. 2013. Molluscan assemblages in the deposits of landslide dammed lakes as indicators of late holocene mass movements in the polish Carpathians. Geomorphology. Jan 1;180:10-23.

Björkman, L., Feurdean, A., & Wohlfarth, B. (2003). Late-glacial and holocene forest dynamics at Steregoiu in the Gutaiului Mountains, Northwest Romania. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 124(1), 79-111.

Bodnariuc, A., Bouchette, A., Dedoubat, J. J., Otto, T., Fontugne, M., & Jalut, G. (2002). Holocene vegetational history of the Apuseni Mountains, central Romania. *Quaternary Science Reviews*, 21(12),

Břízová, E. 2009. Quaternary environmental history of the Čejčské Lake (S. Moravia, Czech Republic). *Bull. Geosci*,

Čihař Martin. 2000. Příroda hor a velehor : Karpaty : Tatry, Nízké Tatry, Černohora, Muntii Rodnei, Muntii Calimani, Muntii Fagarasului, Muntii Paringului, Muntii Retezatului. Praha : Karolinum 148 s.

Daneck H, Abraham V, Fer T, Marhold K. 2011. Phylogeography of *Lonicera nigra* in Central Europe inferred from molecular and pollen evidence. *Preslia*. May;83:237-257.

Farcas S, Tantau I, Mindrescu M, Hurdu B. 2013. holocene vegetation history in the Maramures Mountains (Northern Romanian Carpathians). *Quaternary International*. Apr;293:92-104.

Feurdean A, Tamas T, Tantau I, Farcas S. 2012. Elevational variation in regional vegetation responses to late-glacial climate changes in the Carpathians. *Journal of Biogeography*. Feb;39:258-271.

Feurdean A, Tantau I, Farcas S. 2011. holocene variability in the range distribution and abundance of *Pinus*, *Picea abies*, and *Quercus* in Romania; implications for their current status. *Quaternary Science Reviews*. Oct;30:3060-3075.

Feurdean A. 2005. holocene forest dynamics in northwestern Romania. *holocene*. Mar;15:435-446.

Feurdean, A., Klotz, S., Mosbrugger, V., & Wohlfarth, B. 2008. Pollen-based quantitative reconstructions of Holocene climate variability in NW Romania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 260(3), 494-504.

Hajkova P, Grootjans AB, Lamentowicz M, Rybnickova E, Madaras M, Opravilova V, Michaelis D, Hajek M, Joosten H, Wolejko L. 2012. How a *Sphagnum fuscum*-dominated bog changed into a calcareous fen: the unique holocene history of a Slovak spring-fed mire. *Journal of Quaternary Science*. Apr;27:233-243.

Hajkova P, Horsak M, Hajek M, Lacina A, Buchtova H, Pelankova B. 2012. Origin and contrasting succession pathways of the Western Carpathian calcareous fens revealed by plant and mollusc macrofossils. *Boreas*. Oct;41:690-706.

Hajkova P, Jamrichova E, Horsak M, Hajek M. 2013. holocene history of a *Cladium mariscus*-dominated calcareous fen in Slovakia: vegetation stability and landscape development. *Preslia*. Sep;85:289-315.

Hájková, P, et al. 2014. "Interstadial inland dune slacks in south-west Slovakia: a multi-proxy vegetation and landscape reconstruction." *Quaternary International*

Hájková, Petra, et al. 2011. "Prehistoric origin of extremely species-rich semi-dry grasslands in the Bílé Karpaty Mts."

Chlupáč, Ivo et. al. 2002. *Geologická minulost České republiky*. Praha : Academia. 436 s.

Jankovská V. & Pokorný P. 2008: Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic). – *Preslia* 80: 307–324.

Jankovská V. 1988. A reconstruction of the Late-Glacial and Early-holocene evolution of forest vegetation in the Poprad basin, Czechoslovakia. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 23(3), 303-319.

Jankovská, V, 2008: Slovak and Moravian Carpathians in the last glacial period – an island of „Siberian taiga“ in Europe. *Phytodendron* (Bratislava), Vol. 7, 2008/1: p. 122–130.

Václav Král. rejstřík sestavil Josef Rubín. 1999. *Fyzická geografie Evropy*. Praha : Academia. 348 s.

Krippel, E. 1963. Postglaciálny vývoj lesov Tatranského národného parku. Bratislava : Vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied. 39 s.

Latalowa M, van der Knaap WO. 2006. Late Quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.). Karst. in Europe according to pollen data. *Quaternary Science Reviews*. Nov;25:2780-2805.

Liepelt S, Cheddadi R, de Beaulieu JL, Fady B, Gomory D, Hussendorfer E, Konnert M, Litt T, Longauer R, Terhurne-Berson R, et al. 2009. Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.). - A synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Jan;153:139-149.

Ložek, Vojen. "Refugia, migrace a brány I. Ohlédnutí za starými problémy." *Živa* 4 (2009): 146-149.

Ložek, Vojen. "Refugia, migrace a brány II. Ve světle dnešních poznatků." (2009): 194-198.

Ložek Vojen. 2011. *Zrcadlo minulosti: Česká a slovenská krajina v kvartéru*. Praha : Dokořán. 198 s. 2. vydání.

Mišík, M, Chlupáč, I, & Cicha, I. 1985. *Stratigrafická a historická geológia*. SPN.

Magyari, Enikő K., et al. "Population dynamics and genetic changes of *Picea abies* in the South Carpathians revealed by pollen and ancient DNA analyses." *BMC evolutionary biology* 11.1 (2011): 66.

Pelišek Josef. 1966. *Výšková půdní pásmitost střední Evropy*. Praha : Academia. 366 s.

Rybníček K, Rybníčkova E. 2008. Upper holocene dry land vegetation in the Moravian-Slovakian borderland (Czech and Slovak Republics). *Vegetation History and Archaeobotany*. Nov;17:701-711.

Rybníček, K. & Rybníčkova, E. 2002. Vegetation of the Upper Orava region (NW Slovakia). in the last 11000 years. *Acta Palaeobotanica*, 42(2), 153-170.

Rybníčkova E, Rybníček K. 2006. Pollen and macroscopic analyses of sediments from two lakes in the High Tatra mountains, Slovakia. *Vegetation History and Archaeobotany*. Sep;15:345-356.

Tantau I, Feurdean A, de Beaulieu JL, Reille M, Farcas S. 2011. holocene vegetation history in the upper forest belt of the Eastern Romanian Carpathians. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. Sep;309:281-290.

Tantau I, Reille M, de Beaulieu JL, Farcas S, Goslar T, Paterne M. 2003. Vegetation history in the Eastern Romanian Carpathians: pollen analysis of two sequences from the Mohos crater. *Vegetation History and Archaeobotany*. Sep;12:113-125.

Tantau I, Reille M, De Beaulieu JL, Farcas S. 2006. Late Glacial and holocene vegetation history in the southern part of Transylvania (Romania): pollen analysis of two sequences from Avrig. *Journal of Quaternary Science*. Jan;21:49-61.

Tollefsrud, Mari Mette, et al. "Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen." *Molecular Ecology* 17.18 (2008): 4134-4150.

Wacnik, A. "The vegetational history of local flora and evidences of human activities recorded in the pollen diagram from side Regetovka, NE Slovakia." *ACTA PALAEOBOTANICA-KRAKOW*- 35 (1995).: 253-274.

Wagner, Stefanie, et al. "Within-Range Translocations and Their Consequences in European Larch." (2015): e0127516.

Walker, M. J. C, et al. "Formal subdivision of the holocene Series/Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records). and the Subcommittee on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy)." *Journal of Quaternary Science* 27.7 (2012).: 649-659.

Elektronické zdroje obrázků:

<http://www.oskole.sk>

<http://icyseas.org/>